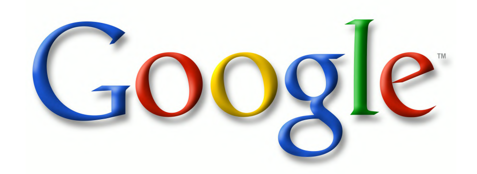
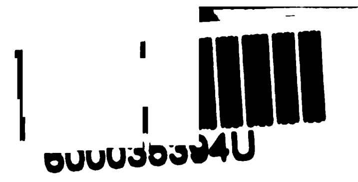
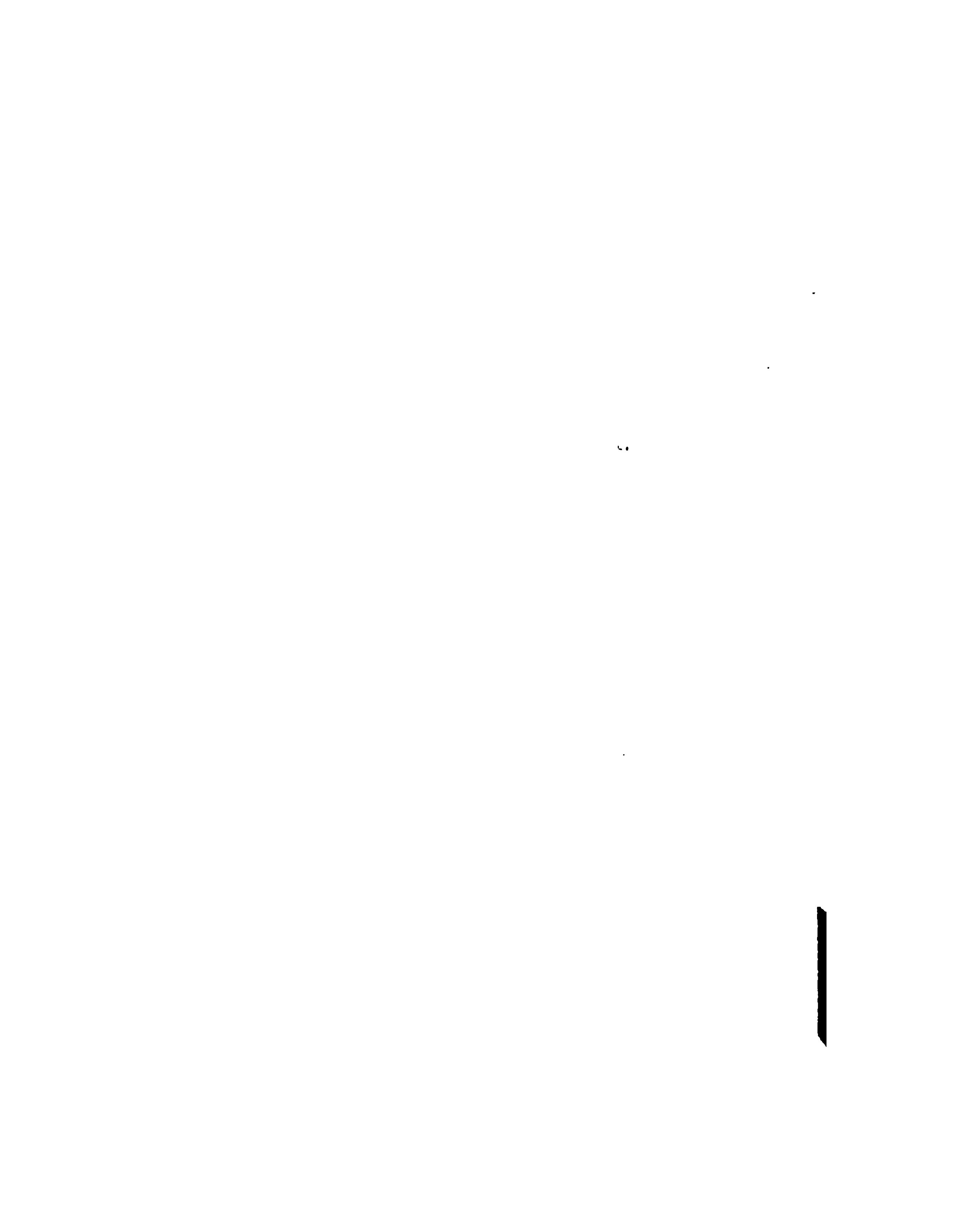










LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

FÜR

AKADEMISCHE VORLESUNGEN

UND

ZUM SELBSTUDIUM.

BEGRÜNDET VON RUD. WAGNER, FORTGEFÜHRT VON OTTO FUNKE,

NEU HERAUSGEGEBEN VON

DR. A. GRUENHAGEN,

PROFESSOR DER MEDIZIN. PHYSIK AN DER UNIVERSITÄT ZU KÖNIGSBERG I PR.

SIEBENTE, NEU BEARBEITETE AUFLAGE.

ZWEITER BAND.

MIT HUNDERTUNDFÜNF IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN

HAMBURG UND LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1886.

INHALTSVERZEICHNIS

DES ZWEITEN BANDES.

ZWEITES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER NERVENTHÄTIGKEIT.

ZWEITER ABSCHNITT.

SPEZIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

ZWEITER ABSCHNITT.

SPEZIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

ALLGEMEINES.

§ 74.

Dieser grofse Abschnitt ist bestimmt, die Leistungen des ganzen Nervenapparates in seinen gegebenen Verbindungen mit anderweitigen somatischen Einrichtungen genau zu zergliedern, die Aufgabe, welche *jedem* einzelnen Teile desselben zugefallen ist, nachzuweisen, Erscheinungen und Gesetze ihrer Lösung zu ermitteln. Denken wir uns den Nervenapparat isoliert von allen nicht nervösen Gebilden des Körpers (abgesehen von seinen Ernährungsanstalten), mit denen er in Verbindung steht, Muskeln und Sinnesvorbaue ihm entzogen, so wären seine Leistungen im Dienste der Seele so ärmlich und einseitig, dafs das Vorhandensein der Seele in einem solchen Organismus auf keine Weise zur äufseren Erscheinung kommen könnte, seine Leistungen für das physische Leben natürlich auf Null reduziert. Die Seele, welche auf einen solchen Nervenapparat angewiesen wäre, würde zwar zuweilen gewissermafsen zufällige Empfindungen erhalten, wenn dieser oder jener im Gehirn in Empfindungsapparaten endigende Nerv durch einen Stofs oder elektrischen Schlag oder irgend einen andren allgemeinen Nervenreiz in Erregungszustand versetzt würde; sie wäre aber aufserstande, die Oszillationen des Lichtäthers in Lichtempfindungen, der Schallwellen in Tonempfindungen umzusetzen, kurz irgend eine jener spezifischen Bewegungen, welche ihr die mannigfachsten Belehrungen über Sein und Geschehen in der Aufsenwelt bringen, wahrzunehmen. Ein Druck auf einen Gefühlsnerven würde Schmerzempfindung erzeugen, von einer Lokalisierung dieser Empfindung aber, d. h. von der Bildung einer Vorstellung über den gedrückten Ort des Körpers wäre ebensowenig die Rede als von einer Objektivierung der Empfindung, von einer Beziehung derselben auf äufsere Gegenstände. Gänzlich unfähig wäre die Seele, auf die Aufsenwelt in irgend welcher Weise verändernd einzuwirken; der Wille, jedes ihm gehorchenden Apparates beraubt, wäre eine nutzlose Kraft. Es bedarf keiner weiteren Ausführung dieser Betrachtung, um zu zeigen, dafs der physiologische Wert des Nervenapparates wesentlich durch dessen mannigfache Verbindung mit andern somatischen Einrichtungen bedingt ist, ohne welche der Nutzen der ihm innewohnenden Kräfte und Leistungs-

möglichkeiten ebenso illusorisch wäre, als der technische Wert des im Kessel gespannten Wasserdampfes ohne Kolben, Schieber und die übrigen Maschinenglieder. Es liegt uns daher vor allem ob, Natur und Eigenschaften eben dieser mit den peripherischen Enden der Nervenröhren organisch verbundenen Gebilde zu untersuchen, um zum Verständnis der reellen, durch sie bedingten Leistungen des Nervensystems zu gelangen. In der allgemeinen Nervenphysiologie ist vielfach von motorischen Nervenfasern die Rede gewesen, es gibt jedoch keine Faser, welche an sich, vermöge gewisser ihr selbst angehörender spezifischer Eigenschaften und Kräfte als motorische andern gegenüber stände; die Nervenfaser wird lediglich dadurch zur motorischen, daſs ihr Ende oder ihre Enden in bestimmter Weise mit den als Muskelfasern bezeichneten Gewebselementen verwachsen sind, in denen ihr Thätigkeitszustand den Vorgang der Verkürzung bewirkt. Ebenso ist keine Faser an sich eine Empfindungsfaser; sie wird es zunächst dadurch, daſs sie in den Zentralorganen mit solchen Apparaten verbunden ist, in denen ihr Thätigkeitszustand einen Empfindungsvorgang veranlaſst; allein dadurch wird sie nur zur Empfindungsfaser im allgemeinen, nicht aber zur Sinnesnervenfaser. Die nackten Fasern des Sehnerven würden, selbst wenn sie frei zutage lägen, durch die intensivsten Lichteindrücke im ruhenden Zustande gelassen werden, geschweige daſs sie der Seele aus räumlich getrennten Lichteindrücken ein Bild zuführen könnten; für die nackten Fasern des Hörnerven wäre die Schallwelle kein Reiz, geschweige daſs sie die Wahrnehmung von Tönen verschiedener Höhe vermitteln könnten. Die Vorbaue an den peripherischen Enden der sensiblen Nerven, der komplizierte dioptrische Apparat des Auges, der komplizierte Schallleitungsapparat des Ohres, die eigentümlichen Bewaffnungen dieser Nervenenden selbst sind es, welche eine Nervenfaser zur Erregung durch Licht- oder Schallwellen geschickt machen, aus deren Einrichtungen die Möglichkeit räumlicher Wahrnehmung, der Unterscheidung von Tonhöhen und Schallnüancen erklärlich wird. Von der Betrachtung der Leistungen motorischer und sensibler Nervenfasern ist demnach selbstverständlich die Untersuchung der Gebilde, in welchen ihre Leistungen zur Äuſserung kommen, oder durch welche sie zu gewissen Leistungen fähig gemacht werden, unzertrennlich. Ebenso verhält es sich bei den übrigen physiologischen Nervenklassen; der elektrische Nerv des Zitterrochens z. B. besteht aus gleichbeschaffenen Fasern, wie der motorische Nerv irgend welchen Tieres; zum elektrischen wird er lediglich durch die Anlötung der elektrischen Platten an seine peripherischen Faserenden u. s. w. Wir beginnen mit der Erörterung der Leistungen der motorischen Nerven, d. h. mit andern Worten, mit der Physiologie der Muskeln.

ERSTES KAPITEL.

LEISTUNGEN DER MOTORISCHEN NERVEN.

PHYSIKALISCH-CHEMISCHE ANALYSE DER MUSKELN.

§ 75.

Muskelarten. Zweierlei Gewebselemente von verschiedenem Bau führen den Namen Muskeln, weil sie die physiologische Fähigkeit gemein haben, auf Reizung der mit ihnen verbundenen Nervenfasern oder auch auf direkte Reizung ihrer Substanz sich zu verkürzen. Diese beiden Muskelarten bezeichnet man ihrer histologischen Beschaffenheit nach als quergestreifte Muskelfasern und als glatte Muskelfasern oder kontraktile Faserzellen. Aufser ihnen besitzt kein andres Gewebselement die Fähigkeit, auf Einwirkung irgend eines Agens sich aktiv in dem Umfang und mit der Kraft, wie die Muskelfasern, zu verkürzen und dadurch Lage und Formveränderungen einzelner Teile oder mittelbar Ortsbewegung des ganzen Körpers hervorzubringen. Jene ältere Anschauung, welche eine besondere Art von Bindegewebe als kontraktil gelten und z. B. die Steifung der Brustwarze, die Erhebung der Haarbälge, die Erweiterung und Verengerung der Pupille bewirken liefs, ist namentlich durch KOELLIKERS Forschungen für immer beseitigt worden. Wir wissen jetzt, dafs auch die eben genannten Bewegungsvorgänge durch wahre Muskelelemente von demselben Bau und denselben Eigenschaften, wie anderwärts, hervorgebracht werden.

Bei gewissen niederen Tieren ist das Vermögen der Kontraktilität an eine zähflüssige, von DUJARDIN Sarkode genannte Substanz gebunden. Dieselbe zieht sich freilich nicht in einer bestimmten Richtung, wie die Muskelfasern, sondern nach allen möglichen Richtungen zusammen und verleiht deshalb jedwedem aus ihr gebildeten Formelement die Fähigkeit, wie knetbares Wachs alle möglichen Gestalten anzunehmen. Ein ganz analog gebauter Stoff ist es auch, welcher die bereits früher erwähnten amöboiden Bewegungen der farblosen Blut- und Lymphzellen bedingt, den Bewegungen der Samen- und Flimmerzellen und endlich denjenigen des Protoplasmas vieler Pflanzenzellen zu Grunde liegt. Man wird daher M. SCHULTZE unbedingt beipflichten müssen, wenn er die von DUJARDIN ausschliefslich der Sarkode zugeschriebenen

physiologischen Eigenschaften allgemein dem Zellprotoplasma zuerkennt und in der Sarkode nur eine Modifikation des letzteren erblickt. Da nun aber der Inhalt der Muskelfasern nichts als umgewandelter Zellstoff ist, wie histologisch und entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen werden kann, so folgt hieraus weiter, dafs Muskelkontraktilität, Flimmerbewegung, amöboide Beweglichkeit nur Entwickelungsstufen eines und desselben physiologischen Vermögens darstellen, deren höchste in dem am feinsten ausgearbeiteten, am kompliziertesten gebauten Elemente, den quergestreiften Muskelfasern, zum vollendetsten Ausdruck gelangt.

Es ist klar, dafs die physiologischen Theorien der Muskelkontraktion mit der Struktur der kontraktilen Substanz in Einklang stehen müssen, und ebenso klar auch, dafs die für die physiologische Leistung wesentlichste Formentwickelung am schärfsten in denjenigen histologischen Elementen hervortreten mufs, welche die ihnen erteilte Aufgabe am vollkommensten lösen. Wir sind daher genötigt, der später folgenden physiologischen Betrachtung eine gedrängte Darstellung der wichtigsten histologischen Verhältnisse der Muskelsubstanz voranzuschicken und werden unsern Bericht mit der Beschreibung des Baues der quergestreiften Muskeln beginnen.

Mikroskopisches Verhalten der Muskelsubstanz. Bau der quergestreiften Muskeln. Die anatomisch getrennten, die verschiedenen Glieder des Skelettes verbindenden gröberen Muskelmassen zeigen schon dem blofsen Auge eine deutliche Längsfaserung und lassen sich leicht durch Präparation in gröbere und feinere Bündel spalten; die nächste Grenze der Teilbarkeit ist erreicht bei Fasern, welche mit unbewaffnetem Auge eben noch als äufserst zarte Fädchen wahrzunehmen sind. Diese Fädchen, welche man **Muskelfasern** oder **Muskelprimitivbündel** nennt, erscheinen unter dem Mikroskop als schwach gelblichgefärbte oder farblose, durchscheinende Fasern, von rundem, ovalem oder auch polygonalem Querschnitt mit variablem Querdurchmesser; nach KOELLIKER[1] schwankt derselbe bei Fasern verschiedener Muskeln, aber bis zu gewissen Grenzen auch in einem und demselben Muskel, zwischen 11 und 67 μ.

Bei den kurzen Muskeln gröfserer und bei sämtlichen Muskeln kleinerer Tierarten, wie z. B. der Frösche, erstreckt sich jedes solche Primitivbündel durch die ganze Länge des Muskels und heftet sich zu beiden Enden desselben mit je einer abgerundeten oder facettenartig (DU BOIS-REYMOND[2]) konstruierten Kuppe an die Sehnensubstanz fest. Bei den langen Muskeln gröfserer Tiere existiert indessen eine solche direkte Verbindung der Ursprungs- und Ansatzsehne durch je ein Primitivbündel nicht. Hier laufen, wie ROLLETT[3] zuerst gezeigt hat, die von den sehnigen Enden entspringenden Primitivbündel im Innern des Muskelkörpers in freie Spitzen aus, von welchen die gegenüberstehenden durch Einschaltung sei es eines einzigen beiderseits zugespitzten, also im ganzen spindelförmig gestalteten Primitivbündels oder mehrerer solcher Muskelspindeln untereinander verlötet werden. Letztere erreichen nach W. KRAUSE[4], welcher die ROLLETTschen Befunde in umfassender Weise prüfte und

---

[1] KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 157.

[2] E. DU BOIS-REYMOND, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1872. p. 791--814.

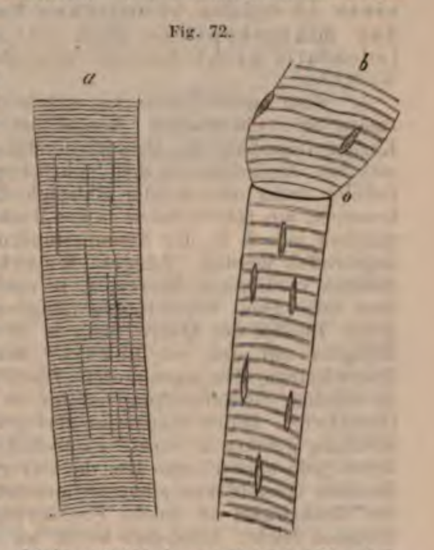
[3] A. ROLLETT, *Wiener Sitzber.* 1856. Bd. XXI. p. 176; 1857. Bd. XXIV. p. 291. Vgl. auch KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 173.

[4] W. KRAUSE, *Ztschrft. f. rat. Med.* III. R. 1863. Bd. XX. p. 1.

die Beziehung zwischen den vorkommenden Muskelspindeln und den Gröfsenverhältnissen der Muskeln zuerst klar hervorgehoben hat, höchstens eine Länge von 4 cm. BIESIADECKI und HERZIG[1] beschrieben neben der spindelförmigen Zuspitzung noch andre Formen der Endigung der Fasern im Muskelinneren; sie fanden abgestufte, eingekerbte, fingerförmig geteilte Enden und auch gewöhnliche spitzzulaufende Fasern, welche im Verlaufe seitliche Äste mit spitzen Enden entliefsen. Jedoch kommen solche Fortsatzbildungen der Muskelfasern jedenfalls nur ausnahmsweise in der Stammesmuskulatur vor. Regelmäfsig trifft man sie nur in der Froschzunge, wo sich die vertikal aufsteigenden Fasern am Grunde der Papillen ungemein zierlich verästeln.

Alle Fasern der Stammesmuskulatur haben ein gemeinsames optisches Merkmal, die Querstreifung, nach welcher sie benannt sind (Fig. 72*a*). Man bemerkt in ihnen mit lichten Streifen alternierende dunkle, wellenförmig oder gerade verlaufende, parallele Querlinien, welche zum Teil ununterbrochen von einem Rande zum andren gehen, häufig aber auch, bei unverändertem Focus wenigstens, stellenweise diskontinuierlich, ja zuweilen als Querreihen diskreter dunkler Punkte mit hellen Interstitien erscheinen.[2] Die Deutlichkeit und Dicke dieser Streifen, sowie ihr gegenseitiger Abstand wechselt bei den Muskeln verschiedener Tiere, aber auch bei verschiedenen Muskeln desselben Tieres und selbst an einem und demselben Muskel unter verschiedenen Umständen sehr bedeutend. Neben dieser Querstreifung zeigen auch ganz frische Muskelfasern nicht selten, besonders bei gewissen Tieren (Frosch, Kaninchen), eine mehr weniger deutliche feine Längsstreifung, so dafs sie aus einem Bündel feiner, genau parallel verlaufender Längsfäserchen zu bestehen scheinen. Querstreifung und Längsstreifung sind nicht immer bei derselben Einstellung des Mikroskops gleich deutlich; bei frischen Froschmuskeln sieht man öfters eine aufserordentlich scharf ausgeprägte Längsstreifung und nur bei bestimmter Einstellung hie und da eine äufserst zarte, blasse Querstreifung. Zuweilen erzeugt die regelmäfsige rechtwinkelige Kreuzung der Quer- und Längsstreifen ein zierliches Gitter und läfst die Muskelfaser aus kleinen Stückchen, welche den Maschen entsprechen, zusammengesetzt erscheinen. Mitunter können aber auch beide Arten der Streifung gänzlich fehlen. Endlich ist noch bezüglich des mikroskopischen Bildes normaler Muskelfasern zu erwähnen, dafs in ihnen, wie zuerst KOELLIKER hervorgehoben hat, den Linien der Längsstreifen entsprechend gar nicht selten Reihen kleiner glänzender Körnchen angetroffen werden, die sogenannten interstitiellen Körnerreihen, über deren chemische Beschaffenheit und physiologische Bedeutung bisher nichts Sicheres ermittelt worden ist, soviel aber mit Bestimmtheit ausgesagt werden kann, dafs sie weder aus Fett, noch aus glykogener Substanz bestehen. Ersteres findet sich am gleichen Orte in Gestalt reihenweise angeordneter Tröpfchen nur in pathologischen Fällen in fettig degenerierten Muskeln vor.

Fig. 72.



[1] BIESIADECKI u. HERZIG, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 1858. Bd. XXX. p. 73, u. Bd. XXXIII. p. 146.

[2] Über kompliziertere Formen d. Querstreifung vgl. G. SCHWALBE, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1869. Bd. V. p. 205.

Setzt man Essigsäure zu frischen Muskelfasern, so quellen dieselben beträchtlich auf, werden vollkommen hyalin, die weiter auseinandergerückten Querstreifen erscheinen blafs, aber bei der Durchsichtigkeit der Faser sehr scharf gezeichnet. Dabei überzeugt man sich gleichzeitig, dafs die weiche Inhaltsmasse derselben von einer festen Hülle umschlossen ist. Denn überall, wo man die abgerissenen Enden der Muskelprimitivbündel betrachtet, sieht man die scharfen Längskonturen der lezteren mit einer ringförmig gestalteten Öffnung (Fig. 72*b* bei *o*) abschneiden, aus welcher die quergestreifte Substanz des Muskelinneren hervorgetreten ist. Ganz ähnliche Ergebnisse liefert die Behandlung frischer Muskelfasern mit verdünnter Kali- oder Natronlauge. Als einziger Unterschied in den Wirkungen beider Reagenzien ergibt sich nur, dafs die Querstreifung durch die verdünnten Alkalien bis zur Unkenntlichkeit verwischt wird, während die Essigsäure eher noch eine Verdeutlichung dieses optischen Merkmals bewirkt. Die quergestreifte Muskelfaser stellt somit einen gefüllten Schlauch dar, dessen Wandungen aus einer in Essigsäure und verdünnten Alkalien unlöslichen, strukturlosen Membran, dem Sarkolem, gebildet sind, und dessen Inhalt aus einer in beiden chemischen Reagenzien aufquellbaren und, wie das mikroskopische Bild der Quer- und Längsstreifung lehrt, jedenfalls nicht überall gleichartig zusammengesetzten Materie besteht.

Eine zweite Thatsache, welche die Behandlung der quergestreiften Muskelfasern mit chemischen Reagenzien zutage fördert, ist die Gegenwart von Kernen innerhalb des Primitivbündels, welche vorzugsweise deutlich nach Zusatz von Essigsäure zu dem mikroskopischen Präparate in Form länglich ovaler Gebilde mehr oder minder zahlreich ohne regelmäfsige Anordnung zum Vorschein kommen, am reichlichsten in der Muskulatur der Amphibien und Vögel, äufserst spärlich jedoch in der Stammesmuskulatur der Säugetiere und des Menschen angetroffen werden. Längere Einwirkung der Essigsäure und überhaupt der meisten verdünnten Säuren, z. B. auch der verdünnten Salpetersäure, Salzsäure und salzsauren Pepsinlösung (Magensaft) erzeugt quere Einrisse, welche das ganze Bündel der Quere nach in dickere oder dünnere Plättchen zerfällen, übrigens mit den von Bowman [1] durch Maceration in Alkohol dargestellten Querscheiben, den sogenannten „Discs", nicht identisch sind, weil die Querebenen, in welchen die Zerklüftung erfolgt, in beiden Fällen einander nicht entsprechen (Rollett). Andre Reagenzien zerlegen das Primitivbündel dagegen der Längsstreifung gemäfs in feinste Fäserchen, die Primitivfibrillen (von 1—1,7 μ Dm.) [2], deren jede aber ebenso wie das unversehrte Ganze aus abwechselnd hellen und dunklen Querstücken zusammengesetzt, also quergestreift ist. Die Spaltbarkeit der Muskelfaser in solche Primitivfibrillen ist bei verschiedenen Tieren verschieden leicht, besonders leicht an den Muskeln von Insekten: sie wird befördert durch Kochen, Maceration in Alkohol oder Chromsäure. Trocknet man Muskeln und stellt Querschnitte derselben dar, so erkennt man auf denselben die Zerspaltung in Längsfibrillen an der dicht gedrängten Tüpfelung der Fläche, wie zuerst Henle beschrieben, Koelliker und Welcker gegen Leydig bestätigt haben.[3]

Cohnheim [4], welcher gefrorene Froschmuskeln zur Anfertigung feiner Querschnitte benutzte, zeigte dann weiter, dafs die kleinen Pünktchen, welche namentlich bei Alkoholpräparaten von Kaninchenmuskeln (s. Fig. 73) ohne wesentliche Gröfsenunterschiede dichtgedrängt die Oberfläche eines Muskelbündels

---

[1] Bowman, Art. *Muscle* in Todd's *Cyclop. of Anatomy and Physiology. New edit. 6 vols. London* 1839—1859, u. *Philosophical Transact.* 1840. P. II. p. 457, 1841. P. I. p. 69.

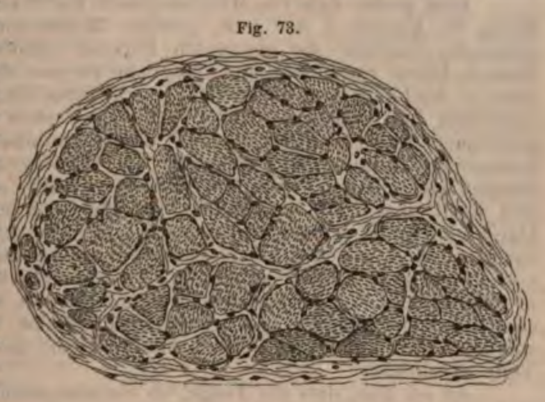
[2] Koelliker, a. a. O.

[3] Henle, *Allgem. Anat.* Leipzig 1841. p. 380. — Koelliker, *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1857. Bd. VIII. p. 313. — Welcker, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1857. Bd. VIII. p. 226. — Leydig, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1856. p. 150.

[4] J. Cohnheim, *Arch. f. path. Anat.* 1865. Bd. XXXIV. p. 194.

durchsetzen, bei Fröschen einander durchaus nicht an Umfang entsprechen, sondern hier als kleine Flächen mit unregelmäſsig polygonaler Begrenzung erscheinen, welche überall durch eine Kittsubstanz von eigenartiger chemischer Beschaffenheit voneinander getrennt wird. Das gleiche Verhalten konstatierte Koelliker [1] darauf auch für die Muskeln des Krebses und der Insekten, während Rollett zunächst für die letztere Tierklasse ergänzend zeigte, daſs die Form der Cohnheimschen Felder in gesetzmäſsiger Weise variiert und nur bei gewissen Muskeln im Querschnittsbilde polygonal, bei andern dagegen bandförmig abgeplattet erscheint. Wir schlieſsen die Reihe der mitgeteilten mikroskopischen Ergebnisse mit der Bemerkung, daſs, wie alle Organe, so auch der Muskel von Bindegewebe durchzogen wird, welches als *perimysium externum* eine dünne äuſsere Umscheidung bildet, als *perimysium internum* jedes Primitivbündel gesondert einhüllt, auf dem Querschnittsbilde erhärteter Muskeln namentlich durch die Gegenwart seiner Kerne erkannt wird (s. Fig. 73) und auf seinem Wege in das Muskelinnere die ernährenden Blutgefäſse und die Muskelnerven mitnimmt.

Fig. 73.



Es fragt sich nun: welche Elementarzusammensetzung der Muskelfaser läſst sich aus dem mikroskopischen Bilde derselben ableiten? So unzweifelhaft aus letzterem die Gegenwart von Scheide und Inhalt hervorgeht, so schwierig ist es, mit genügender Sicherheit zu entscheiden, welche der unter verschiedenen Umständen zu beobachtenden Spaltungen der Faser, die Zerlegung in Scheiben oder die Spaltung in Längsfibrillen, sich auf eine im lebenden Muskel präformierte Zerfällung gründet, und auf welchen Ungleichartigkeiten die Zeichnung dunkler Querstreifen in Fasern und Fibrillen beruht. Wir können der Erörterung dieser histologischen Frage nur einen kleinen Raum widmen und beschränken uns daher auf folgende Skizze. Es lassen sich die verschiedenen Ansichten auf drei Grundanschauungen von der Elementarstruktur des Muskelbündels reduzieren. Nach der einen, besonders von Koelliker vertretenen Ansicht sind die präformierten Elemente des Muskels jene Primitivfibrillen, solide quergestreifte Fäserchen, welche, in eine amorphe an den eingestreuten Körnchen erkennbare Grundsubstanz einander parallel eingebettet, die strukturlose Scheide des Sarkolems ausfüllen. Nach dieser Ansicht ist also nur die mehr weniger leicht herbeizuführende Spaltung des Primitivbündels in Längsfasern eine natürliche, die quere Zerspaltung eine künstliche. Eine zweite zuerst von Bowman aufgestellte Ansicht dagegen läſst auch die letztere Art des Zerfalls auf einer natürlichen Spaltbarkeit beruhen. Tritt, wie dies durch gewisse oben genannte Behandlungsweisen wirklich zu erreichen ist, jene Querspaltung des Primitivbündels in einer Reihe hintereinanderliegender Querstreifen ein, so zerfällt das Bündel in eine Anzahl scheibenförmiger Blätter. Nach Bowman bestehen die Primitivbündel wirklich aus solchen Querscheiben, *discs*, welche wie die Platten einer galvanischen Säule übereinander aufgeschichtet und durch eine Bindesubstanz im unversehrten Muskel so verkittet sind, daſs nur ihre Berührungslinien als Querstreifen sichtbar sind. Jede Scheibe ist nun aber weiter

[1] Koelliker, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 157 u. 158.

ein Aggregat von den eigentlichen Elementarteilchen des Muskels, indem sie aus einer einfachen Schicht nebeneinandergelagerter und ebenfalls durch eine Bindesubstanz mit ihren Seiten aneinandergekitteter rundlicher Primitivpartikelchen, „*sarcous elements*,“ Fleischteilchen, zusammengesetzt ist. Mit andern Worten: nach Bowman besteht die Muskelfaser aus einer Unzahl solcher rundlicher Fleischpartikelchen, welche durch eine indifferente Grundsubstanz verklebt und so angeordnet sind, dafs sie in der Längsrichtung streng hintereinander in Reihen, den Primitivfibrillen, und in der Querrichtung streng in gleichen Ebenen, den *discs*, liegen.

Eine grofse Zahl von Mikroskopikern Bruecke, Rollett, Haeckel, Budge, Munk, W. Krause u. a.[1] teilt, gewisse Modifikationen abgerechnet, diese Anschauung, insofern die genannten Forscher sämtlich als letzte Elemente des Muskels kleine rundliche oder längliche *sarcous elements* und eine diese Teilchen in der Längs- und Querrichtung verkittende Bindesubstanz annehmen. Auch Cohnheim hat sich ihnen auf Grund seiner oben erwähnten Untersuchungen gefrorener Muskeln angeschlossen, da er der allerdings von ihm nicht weiter bewiesenen Meinung ist, dafs sich die Kittsubstanz, welche die von ihm gesehenen polygonalen Felder des Faserquerschnitts seitlich umgrenzt, allerorts, also auch ober- und unterwärts, um dieselben ergiefst, letztere mithin das Durchschnittsbild kleiner, unregelmäfsig gestalteter, solider Prismen darstellen, welche in einer weichen, zähflüssigen Grundmasse eingebettet liegen. Eine dritte von Kühne und Berlin[2] aufgestellte Ansicht endlich nimmt keinerlei Gliederung in dem Inhalte der Muskelfaser als vorgebildet an, sondern erblickt in derselben eine homogene flüssige oder „festweiche“ Masse, in welcher sich unter Umständen Fibrillen oder Plättchen durch einen Gerinnungsakt nach erfolgtem Tode abscheiden.

Es ist klar, dafs die Frage, ob ein anatomisches Strukturverhältnis schon während des Lebens präformiert gewesen oder erst nachträglich durch Zersetzungsvorgänge irgend welcher Art bedingt worden ist, nur so lange in der Schwebe erhalten werden kann, als Mittel und Wege fehlen, das Bestehen desselben auch im lebenden Gebilde mit Sicherheit nachzuweisen. Eine solche Lücke der Untersuchungsmethoden existiert aber für das Muskelgewebe nicht. Drei Thatsachen namentlich sind es, welche der Betrachtung frischer lebender Gewebsteile abgerungen, dem Schwanken der histologischen Auffassung ein Ende machen und derselben eine durchaus einsinnige Richtung erteilen müssen. Die eine ist von G. Wagener[3] bei der Beobachtung kleiner Insektenlarven *(Corethra plumicornis)* gefunden worden, deren Durchsichtigkeit das Spiel ihrer Leibesmuskeln klar zu erkennen gestattet. Während der Kontraktion der platten Kopfmuskeln dieser Tiere soll es sich nicht selten ereignen, dafs die quergestreiften Primitivbündel sich fibrillär zerspalten, ohne dabei in ihrer späteren Funktionierung beeinträchtigt zu werden oder auch nur die Fähigkeit zu verlieren in erschlafftem Zustande zu ihrer ursprünglichen Anordnung zurückzukehren, eine Wahrnehmung, wie man sieht, welche einen ganz unmittelbaren Beweis für die Präexistenz der Fibrillen enthält. Auch Hensen[4] ist es geglückt lebende Primitivbündel in Fibrillen zu zerlegen. Dafs der faserige Zerfall der kontraktilen Masse in den von ihm beobachteten Fällen nicht auf einem vorausgegangenen Gerinnungsprozefs beruht haben könne, bewies er aus einem sehr auffälligen Reaktionsunterschied der aus totenstarren und der aus lebenden Muskeln isolierten Fibrillen, von welchen jene bei Zusatz schrumpfend

---

[1] Bruecke, *Denkschriften d. Akad. d. Wiss. zu Wien.* Math.-ntw. Cl. 1858. Bd. XV. p. 69. — Rollett, a. a. O. — Häckel. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1857. p. 469. — Munk, *Nachr. von d. Univ. u. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.* 1858. Nr. 1, u. *De fibra musculari.* Diss. Berol. 1859. — W. Krause, *Nachr. von d. Univ. u. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen* 1858. Nr. 17 u. 18; *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1868. Bd. XXXIII. p. 265, Bd. XXXIV. p. 110.

[2] Kühne, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 418 u. 564. — Berlin, *Arch. f. d. holländ. Beiträge zur Natur- u. Heilkunde* 1857. Bd. I. p. 417.

[3] G. Wagener, *Stzber. d. Ges. zur Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg.* 1872. Nr. 2. März p. 25; *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1874. Bd. X. p. 303.

[4] Hensen, *Arbeiten aus d. Kieler physiol. Institut.* 1868.

wirkender Chemikalien unter dem Mikroskope ihre Form unverändert beibehielten, diese sich schon bei Zusatz kleiner Mengen Serum, Salzlösung oder Speichel fast augenblicklich zu einem unentwirrbaren Knäuel zusammenrollten. Die zweite hier in Betracht zu ziehende Thatsache ist von KÜHNE [1] zuerst berichtet worden und betrifft das Verhalten der quergestreiften, lebenden Muskelsubstanz während des Aufenthalts kleiner durch das Sarkolem in dieselbe eingedrungener und sich bewegender Parasiten (*Myoryctes Weismanni*). Selbstverständlich ist die Beobachtung eines solchen Ereignisses stets nur eine zufällige und daher aufser KÜHNE bisher nur noch einem einzigen andren Untersucher, EBERTH [2], geglückt. Beide sahen übereinstimmend, dafs der bewegliche Parasit in der Muskelsubstanz alle möglichen Lageveränderungen der dunkeln Querstreifen hervorrief, dafs letztere aber sofort auch in ihre frühere Stellung zurückschnellten, sobald die störende Ursache sich aus ihrer Nachbarschaft entfernt hatte. Während KÜHNE aber in diesem Verhalten der Muskelmasse einen zweifellosen Beweis für seine oben angeführte histologische Auffassung derselben erblickt, vermag EBERTH die ganze Erscheinung auch mit der eventuellen Anwesenheit fibrillärer Elemente im Muskelinneren zu vereinen und weist HENLE [3] in seinem Bericht über die KÜHNE-EBERTHschen Beobachtungen mit Recht darauf hin, dafs die feste Lagerung, welche den dunklen Querstreifen (*sarcous elements*) nach jenen Beobachtungen zukomme, viel leichter verständlich werde, wenn man sich den eingedrungenen Parasiten zwischen feinen, biegsamen Fäden durchschlüpfend, als wenn man sich denselben mit KÜHNE in einer Flüssigkeit mit lose suspendierten Körnchen umherschwimmend vorstelle, wobei eine bleibende Lageveränderung der letzteren doch unvermeidlich sei.

Die letzte und wichtigste Thatsache endlich, welcher hier gedacht werden mufs, verdanken wir den schönen Untersuchungen E. BRUECKES. Aus denselben geht hervor, dafs die dunklen, nach BOWMANS Annahme aus den sogenannten *sarcous elements* zusammengesetzten Querstreifen der Primitivbündel nicht allein ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die hellen besitzen, das einzige bis auf BRUECKE bekannt gewesene physikalische Unterscheidungsmerkmal beider Zonen, sondern wesentlicher noch darin voneinander abweichen, dafs die dunklen Zonen aus einer doppeltbrechenden (anisotropen), die hellen Zwischenglieder aus einer einfach brechenden (isotropen) Substanz bestehen. Diese wichtige Entdeckung gilt auch für zweckmäfsig konservierte und erhärtete, quergestreifte Muskelfasern, sei es dafs die letzteren noch in Gestalt unversehrter Primitivbündel oder nach Zerlegung in ihre Primitivfibrillen unter das Polarisationsmikroskop gebracht werden. BRUECKES Methode und Beweisführung hier wiederzugeben fehlt der Raum, von gröfserer Bedeutung ist es, einige Ergebnisse derselben, zu welchen die genauere Zergliederung des bereits erwähnten Grundfaktums geführt hat, in kürze hervorzuheben; BRUECKE hat zunächst die Art der Doppelbrechung physikalisch genauer bestimmt und bewiesen, dafs sich jedes *sarcous element* wie ein doppelt brechender, positiv einachsiger Körper verhält, dessen optische Achse stets der Längsachse der Faser parallel liegt. Auf Grund gewisser Erscheinungen, insbesondere der wechelnden relativen Breite beider Zonen oder des gänzlichen Mangels dieser Gliederung, nimmt BRUECKE weiter an, dafs jedes *sarcous element* nicht aus einem einzigen doppeltbrechenden Körper, sondern aus einer Gruppe aufserordentlich kleiner doppeltbrechender Teilchen, welche er mit den Namen Disdiaklasten bezeichnet, bestehe. Diese Disdiaklasten betrachtet er als feste Moleküle von unveränderlicher Gröfse, Gestalt und Lage der optischen Achse, welche nur durch eingreifende chemische Einwirkungen zerstört, ihrer doppeltbrechenden Eigenschaften beraubt werden. Das verschiedene Ansehen der Muskelfasern, die verschiedene Breite der Zonen rührt nach BRUECKE von einer verschiedenen Verteilung der Disdiaklasten in der isotropen Grundsubstanz, von einem „Aufmarschieren derselben in verschieden

[1] KÜHNE, *Arch. f. path. Anat.* 1863. Bd. XXVI. p. 222.
[2] EBERTH, *Ztschr. f. wiss. Zoologie* 1863. Bd. XII. p. 530.
[3] HENLE, *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat.* 1862. p. 24 u. 25.

formierten Kolonnen" her, während eine ganz gleichmäſsige Verteilung derselben das Verschwinden der Querstreifen (und den gänzlichen Mangel derselben in den unten zu betrachtenden glatten Muskelfasern) bedingen soll. Ausgerüstet mit diesem Vorrat positiver Kenntnisse fällt die Beantwortung der Frage nach der elementaren Struktur der Muskelfaser weniger schwer; handelt es sich doch nur darum, sämtliche in vorstehendem mitgeteilten Thatsachen zu einem einheitlichen Bilde zusammenzufassen. Diese Aufgabe scheint uns aber gelöst, wenn wir die von Sarkolem umhüllte quergestreifte Masse aus weichen Primitivfibrillen zusammengesetzt annehmen, welche im lebenden Gewebsteile durch ein ebenfalls ungemein weiches Bindemittel untereinander verlötet und aus zweierlei physikalisch differenten Substanzen, einer doppelt- und einer einfach brechenden, aufgebaut sind. Liegen die kleinen Moleküle, aus welchen die erstere nach Bruecke besteht, gruppenweise vereint in Querreihen nebeneinander, so erteilen sie der Längsansicht der Muskelfaser die bekannte Querstreifen-Zeichnung. Die gleichmäſsige Tüpfelung, welche die Querschnittfläche von Säugetiermuskeln zeigt, und die Cohnheimsche Mosaik, welche man auf dem Querschnitte der Frosch-, Krebs- und Insektenmuskeln wahrnimmt, hingegen entsprechen querdurchschnittenen Fibrillen-Gruppen, welche durch eine Kittsubstanz, Rolletts Sarkoplasma, voneinander getrennt, dort aus einer geringen und im ganzen gleichen Anzahl von Elementen, hier aus dickeren und der Zahl nach wechselnden Fäserchen zusammengefügt sind. Was endlich die von Koelliker zuerst beschriebenen Körnerreihen und die Kerne anbelangt, welche letzteren heutzutage wohl unbestritten als Abkömmlinge der embryonalen Bildungszellen des Muskelrohrs (Remak) angesprochen werden dürfen[1], so ist das Vorkommen dieser beiden unbeständigen, physiologisch übrigens wenig bedeutsamen Formbestandteile auf die Kittsubstanz beschränkt, welche die Gruppen der Primitivfibrillen umhüllt und voneinander scheidet.

Fig. 74.



Unberücksichtigt blieben in unsrer Darlegung des Muskelbaues bisher nur die feineren Strukturdifferenzen, welche das einfache Bild der Querstreifung komplizieren, die dunkle Querlinie (*z*)[2] und die zu beiden Seiten derselben gelegenen punktierten Bänder der Nebenscheiben, (*nn*)[3], welche die hellen einfachbrechenden Abteilungen (*i*), sowie die helle Querlinie (*g*)[4], welche die dunkel doppeltbrechenden (*aa*) hälften. Wir fügen zur besseren Veranschaulichung dieser mit besonderer Klarheit an Insektenmuskeln hervortretenden Verhältnisse eine Abbildung (Fig. 74) bei, glauben aber von einer näheren Besprechung derselben hier absehen zu dürfen, weil zur Zeit nicht einmal der Versuch gemacht werden kann, zwischen diesen schwierig zu deutenden mikroskopischen Gliederungen der kontraktilen Fibrillensubstanz und der physiologischen Funktion der letzteren eine innere Beziehung herzustellen.

Die optischen Kennzeichen der quergestreiften Muskelfasern bleiben sich während Ruhe und Thätigkeit der letzteren gleich. Um diesen wichtigen Satz zu beweisen, kann man verschiedene Wege einschlagen. Der eine besteht darin, daſs man Muskelfasern, am besten von Insekten, durch geeignete Reagenzien (Überosmiumsäure, absol. Alkohol) im Augenblicke der Verkürzung tötet. Die spindelförmigen Verdickungen, welche den ehemaligen Aktionsstellen entsprechen und die Bedeutung erstarrter Kontraktionswellen besitzen, zeigen dann in gewöhnlichem und in polarisiertem Lichte nur die bekannten Merkmale der Querstreifung (Engelmann).[5] Der zweite Weg ist von

[1] Vgl. M. Schultze, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 1.
[2] W. Krause, a. a. O.
[3] Engelmann, Pfluegers *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 33 u. 155.
[4] V. Hensen, a. a. O.
[5] Engelmann, Pfluegers *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 155.

Ranvier[1] angegeben worden und führt die gesuchte Entscheidung unmittelbar am lebenden Gewebe herbei. Den höchst sinnreich gewählten Ausgangspunkt des Ranvierschen Verfahrens bildet die Erwägung, dafs der von hellen und dunklen Vertikallinien durchzogene Muskelschlauch sich optisch ebenso wie ein feines Drahtgitter verhalten müsse. Letzteres zerlegt aber bekanntlich jeden dünnen Büschel durchfallenden weifsen Lichts in seine farbigen Komponenten und liefert infolge davon ein sogenanntes „Gitterspektrum.“ Der Versuch lehrt das Gleiche von der isolierten lebenden Muskelfaser und weiter noch, dafs das von derselben entworfene Spektrum auch während einer durch anhaltende elektrische Reizung bedingten tetanischen Kontraktion ohne wesentliche Veränderung fortbesteht. Dies ist jedoch nur möglich, wenn die physikalische Ursache desselben, die Querstreifung, von der Thätigkeit der Muskelfaser unbehelligt bleibt.

Wie bereits angedeutet worden ist, sind die Vorläufer der gestreiften Muskelfaser kernhaltige, übrigens membranlose Zellen, welche nach Remak und den meisten andern Forschern, bei Wirbeltieren wenigstens, sämtlich aus einer einzigen Zelle durch wiederholte Querteilung hervorgegangen sind und ihr anfänglich homogen aussehendes Protoplasma in kontraktile Fibrillensubstanz umwandeln. Über die histologische Bedeutung des Sarkolems, welches Remak ebenfalls für ein Produkt der embryonalen Bildungszellen, d. h. also für eine Zellmembran hält, kann vorläufig nichts Bestimmtes ausgesagt werden. Im allgemeinen unterliegt es aber keinerlei Zweifel, dafs zu bestimmten Zeiten des embryonalen Lebens an Stelle der späteren quergestreiften Primitivbündel kernhaltige, membranlose, quergestreifte Zellen angetroffen werden. In bestimmten Organen gewisser Tierarten bleibt dieser niedere Entwickelungszustand selbst permanent, und so erklärt es sich, dafs man nach Weismanns[2] leicht zu bestätigender Beobachtung aus der Muskelsubstanz des Froschherzens z. B. nicht, wie aus der übrigen Stammesmuskulatur, Primitivbündel mit Sarkolemumhüllung, sondern nur kleine membranlose, einkernige, quergestreifte Zellplatten (s. Fig. 75) zu isolieren vermag, welche in 2 oder 3 kurze Zipfel auslaufen und durch eine nach Höllensteinbehandlung sich schwarz färbende Kittsubstanz (Eberth)[3] zu einem innig zusammenhängenden Ganzen, dem Hohlmuskel des Herzens, vereinigt werden. Eben diese cellulären Gebilde sind es nun, welche als eingeschaltete Zwischenform den Übergang von der höchsten Entwickelungsstufe kontraktiler Gebilde, dem quergestreiften Muskelprimitivbündel, zu dem tiefer stehenden Element der **glatten Muskulatur** vermitteln. Letztere, deren kurze Beschreibung hier am bequemsten einzupassen ist, findet sich in den Wänden des Darms, der Gefäfse, des Uterus, vieler Drüsengänge u. s. w. Allerorts besteht sie, wie zuerst Koelliker[4] dargethan hat, aus den gleichen Formelementen, langgestreckten, schmalen Platten oder walzenförmigen an beiden Enden zugespitzten **Zellen**, von denen jede in der breiteren Mitte ihres Leibes einen langgestreckten stäbchenförmigen Kern enthält (s. Fig. 76). An den verschiedenen Stellen ihres Vorkommens verschieden lang (45—225 μ) und breit (4—7 μ) findet man im allgemeinen die gröfseren Zellen da, wo ihre Thätigkeit stark beansprucht wird, kurze verkümmerte Formen, wo ihre Thätigkeit beschränkt ist oder ruht; so zeigt der nicht schwangere Uterus kurze, schwer zu isolierende, der schwangere Uterus leicht darstellbare durch sehr erhebliches Längenwachstum ausgezeichnete Zellen. Die Konturen der glatten Muskelzellen erscheinen meist wellenförmig gebogen; die Oberfläche derselben zeigt in der Regel ein

Fig. 75.

[1] Ranvier, *Cpt. rend.* 1874. T. LXXVIII. p. 1572, u. *Arch. de Physiol. norm. et patholog.* 2. Sér. 1874. T. I. p. 774.

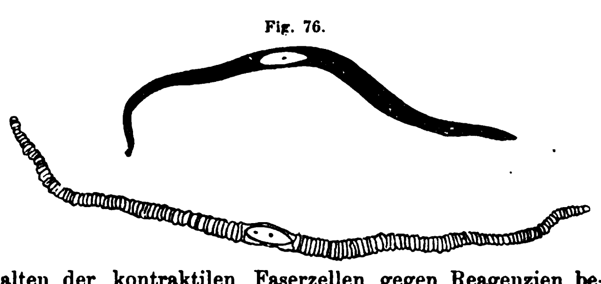
[2] Weismann, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 41.

[3] Eberth, *Arch. f. path. Anat.* 1866. Bd. XXXVII. p. 100.

[4] Koelliker, *Mittheil. d. naturf. Ges. in Zürich.* 1847. 1. Heft. p. 18; *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1849. Bd. I. p. 48; *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 85.

glattes, homogenes Aussehen, bisweilen jedoch eine feine unterbrochene parallele Längsstreifung. Gar nicht selten glaubt man auch eine deutliche Querstreifung wahrzunehmen. Genaueres Zusehen lehrt jedoch, daſs dieselbe durch bisweilen sehr regelmäſsig aufeinander folgende (s. Fig. 76) Verdickungen der Zellsubstanz, erstarrte Kontraktionswellen, bedingt ist, welche der Natur der Sache gemäſs weniger Licht passieren lassen, als die dazwischen befindlichen dünneren Partien der Wellenthäler. Eine echte Querstreifung geht den kontraktilen Faserzellen ab, und zwar nach BRUECKE deshalb, weil ihnen die doppeltbrechenden Moleküle (Disdiaklasten) gänzlich fehlen oder weil letztere in der isotropen Grundsubstanz absolut gleichmäſsig verteilt sind. Sämtliche Faserzellen ermangeln einer vom Inhalt gesonderten Membran.

Fig. 76.



Was das Verhalten der kontraktilen Faserzellen gegen Reagenzien betrifft, so ist hervorzuheben, daſs in Essigsäure ihre Substanz aufquillt und vollkommen hyalin wird, die Kerne aber deutlicher und schärfer hervortreten; dasselbe bewirkt Ätznatron und sehr verdünnte Salzsäure. Verdünnte Salpetersäure dagegen verdichtet die Zellsubstanz, so daſs die Kerne unsichtbar werden und färbt sie gelb; aus Muskelhäuten, welche entweder nach REICHERT mit 20% Salpetersäure oder noch besser nach MOLESCHOTT mit 35—38% Kalilösung einige Zeit behandelt worden sind, lassen sich die Zellen leicht isolieren.[1]

In den aus glatten Muskeln gebildeten Geweben findet man die Faserzellen dicht aneinander gelagert und durch eine mit verdünnten Höllensteinlösungen schwarz zu färbende Kittsubstanz innig verbunden.

Die letzte morphologische Frage, welche zu erörtern bleibt, bezieht sich auf das Endverhalten der motorischen Nerven, die Art ihrer Verknüpfung mit den verschiedenen Formen des Muskelgewebes. Eine lange und in gewisser Hinsicht noch keineswegs abgeschlossene Diskussion hierüber hat ergeben, daſs für die quergestreifte Muskulatur ein doppelter Typus der Nervenendigung insofern existiert, als das mehrfach zerklüftete Achsencylinderende der motorischen Nervenfaser, die Nervenendplatte (*e e* Fig. 77, 78) entweder vollkommen nackt (Fig. 77, Versilberungspräparat, Frosch), oder von einer besonderen protoplasmaähnlichen, mit mehrfachen (in der Abbildung fehlenden) Kernen durchsäten Umhüllungsmasse (*u* Fig. 78, Goldpräparat, Eidechse), den sogenannten Nervenhügel überdeckt, der kontraktilen Inhaltsmasse des Muskelprimitivbündels (*c c*) aufliegt. Diese Variabilität in der äuſseren Bildung darf jedoch keineswegs als Beweis für eine innere physiologische Differenz angesehen werden, da Übergänge zwischen den beschriebenen beiden Endigungstypen nicht zu den Seltenheiten gehören.[2] Die nackte Endplatte ist der häufigste Fall beim Frosch und überhaupt bei den nackten Amphibien, die zweite kompliziertere Form findet sich durchgehends bei Insekten, beschuppten Amphibien, Vögeln, Säugetieren und Menschen. Über die histologische Bedeutung des Nervenhügels stehen zwei Ansichten einander gegenüber. Nach der einen wäre derselbe ein spezifisches zur Endplatte gehöriges Gebilde, nach der andren nur eine lokale Anhäufung des zwischen den Primitivfibrillen ausgegossenen Sarko-

---

[1] REICHERT. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1849. p. 517. — LEHMANN, *Lehrb. d. physiol Chemie.* 2. Aufl. Leipzig 1853. Bd. III. p. 55, u. *Hdbch. d. physiol. Chemie.* 2. Aufl. Leipzig 1860. p. 215. — PAULSEN, *Observ. microchem. circa nonnullas animalium telas.* Diss. Dorpat 1848.

[2] BREMER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1882. Bd. XXI. p. 165.

plasmas (Rollett).[1] Für die Richtigkeit der letzteren Anschauung würde die ältere Angabe Waldeyers[2], wonach der Nervenhügel der Krebsmuskeln die gesamte Oberfläche des Primitivbündels allseitig umscheidet, eine nicht unwichtige Stütze abgeben. Physiologisch bedeutungsvoller ist jedenfalls der Nachweis, dafs ein Muskelbündel mit mehreren Endplatten versehen sein kann.[3]

Die Kenntnis des ersten schon von R. Wagner für wahrscheinlich gehaltenen Typus ist erst seit Kühnes[4] Arbeiten Gemeingut der Forschung geworden; die Entdeckung des Nervenhügels verdanken wir Doyère, welcher denselben bei Insekten (Tardigraden) auffand, und Rouget,[5] welcher nachwies, dafs auch bei den Säugetieren und Vögeln die Zutrittsstelle des motorischen Nerven an das Muskelprimitivbündel durch ein dem Doyèreschen Nervenhügel entsprechendes Gebilde bezeichnet werde. Kühnes fernere Behauptung, dafs die Endausbreitung des motorischen Froschnerven mit spezifischen Endorganen (Nervenendknospen) versehen sei, kann als beseitigt angesehen werden, da Kühne[6] selbst die fraglichen Elemente (*K K* Fig. 77) mit Engelmann[7] als Reste der embryonalen Bildungszellen des Achsencylinders deutet.



Fig. 77. Fig. 78.

Aufser den beschriebenen Endigungstypen unzweifelhaft motorischer Nervenfasern begegnet man aber auch noch einem dritten, welcher von viel schmäleren Nervenfasern hergestellt wird, und bei welchem der Achsencylinder dolden- oder pinselförmig in kurze Endäste zerfährt. Der Entdecker[8] dieser dritten Art muskulärer Nervenendigung (der Endtrauben oder Enddolden) glaubte dieselbe als eine unentwickelte embryonale Form der echten motorischen Endplatte ansprechen zu dürfen, nach einer andren Anschauung[9] hätte man es dagegen mit einem besonderen Endapparat sensibler Muskelnerven zu thun.

Darf nun aber auch als unzweifelhaft festgestellt angesehen werden, dafs die motorischen Nerven innerhalb des Muskels mit einer eigentümlichen Endverzweigung an das Primitivbündel herantreten, so gewährt diese histologische Thatsache an und für sich immer noch keinen Aufschlufs über den inneren Zusammenhang von Nerven- und Muskelthätigkeit, welche nach physiologischen Erfahrungen die eine in die andre unmittelbar übergehen. Vielmehr deutet im Gegenteil alles, was die mikroskopische Technik geleistet hat, viel eher darauf hin, dafs nirgends ein Verschmelzen von Nerven- und Muskelsubstanz

[1] Rollett nach v. Ebner, *Protokolle des internat. medicin. Congresses.* Kopenhagen 1884. Sektion f. Anat.

[2] Waldeyer, *Ctrlbl. f. d. med. Wissensch.* 1863. p. 369.

[3] Kühne, *Periph. Endorg. d. motor. Nerven.* Leipzig 1863. — Föttinger, *Arch. de biologie.* 1880. T. I. p. 279. — Bremer, a. a. O.

[4] Kühne, *Myolog. Unters.* Leipzig 1860; *Cpt. rend.* 1861. T. LII. p. 316; *Über die peripher. Endorg. d. motor. Nerven.* Leipzig 1862; *Arch. f. pathol. Anat.* 1846. Bd. XXX. p. 187, 1865. Bd. XXXIV. p. 412. — R. Wagner, *Hdwörtbch. d. Physiol.* 1846. Bd. III. Abth. 1. p. 388.

[5] Doyère, *Annal. des sciences natur.* Zoologie. 1840. II. Sér. T. XIV. p. 346. — Rouget, *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 548; *Journ. de la physiol.* 1864. T. V. p. 574.

[6] Kühne, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universität Heidelberg.* 1880. Bd. III. p. 1 (121).

[7] Engelmann, *Unters. üb. d. Zusammenhang von Nerv u. Muskelfaser.* Leipzig 1863.

[8] Tschirjew, *Cpt. rend.* 1878. T. LXXXVII. p. 604; *Arch. d. physiol. norm. et pathol.* 1879. II. Sér. T. VI. p. 89. — Ranvier, *Traité technique d'histologie.* 1882. Fascicule VI. p. 835.

[9] Bremer, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1882. Bd. XXI. p. 165, 1883. Bd. XXII. p. 318.

statthabe, nirgends ein den physiologischen Ansprüchen genehmeres Verhältnis der Kontinuität, sondern ein ihnen ferner liegendes der Kontiguität bestehe. Einige Beobachter [1] sind sogar noch weiter gegangen, haben auch die Berührung von Nervenende mit Muskelbündelinhalt geleugnet und auf Grund ihrer Untersuchungen behauptet, daſs sämtliche Nervenenden nur der nicht kontraktilen Hülle der Muskelfaser, dem Sarkolem, auflägen. Diese extreme Anschauung ist jedoch gegenwärtig allgemein verlassen, und niemand zweifelt wohl mehr daran, daſs die Primitivscheide der motorischen Nervenfaser mit dem Sarkolem zu einem kommunizierenden Rohre verschmilzt [2], während der Achsencylinder sich in die unterhalb des Sarkolems, also hypolemmal gelegene, mit dem Inhalt des Muskelbündels im genauesten Kontakt befindliche Endplatte fortsetzt. Eine engere organische Verlötung der letzteren mit bestimmten Elementen der kontraktilen Substanz [3], oder ein tieferes Eindringen der Achsencylinderenden in dieselbe ist zwar mehrfach behauptet und beschrieben worden, aber bis zum gegenwärtigen Augenblick ein Gegenstand des Zweifels; selbstverständlich würde auch hier jeder Streit schweigen müssen, wenn sich Gerlachs Wahrnehmung eines im Inneren des Primitivbündels gelegenen „intravaginalen Nervennetzes", welches nachweislich Verbindungen mit Teilen der kontraktilen Substanz eingehen und nicht nur bei den nackten Amphibien, sondern auch bei Säugetieren noch neben der motorischen Endplatte und als unmittelbare Fortsetzung derselben aufzufinden sein soll, bestätigte. Über diesen letzteren Punkt, namentlich aber auch hinsichtlich der höchst auffälligen Behauptung Gerlachs [4], daſs die Umhüllungsmasse der Cohnheimschen Felder, also das Sarkoplasma Rolletts, das letzte Ende jenes fraglichen Nervennetzes darstelle, dürften indessen weitere Untersuchungen erst abzuwarten sein. Wir erinnern jedoch bei dieser Gelegenheit daran, daſs wir in dem Nervenhügel der motorischen Endplatte nach Rollett lediglich eine örtliche Anhäufung von Sarkoplasma zu erkennen hätten (s. o. p. 12).

Schlieſslich ist noch über den Verbleib der Nerven in der quergestreiften Herzmuskulatur und den glatten Muskeln zu berichten. Für die Muskelbündel der Säugetierherzen hat W. Krause [5] das Vorhandensein gewöhnlicher Endplatten behauptet. Nach Untersuchungen von Fischer [6] ist jedoch wenigstens im Hundeherzen nur ein terminales Endnetz nachweisbar, gerade wie im Froschherzen, in welchem Schweigger-Seidels [7] Wahrnehmungen zufolge feine marklose Nervenfasern zwischen die einzelnen Muskelzellen eindringen und streckenweise denselben entlang laufen. Spätere Beobachter sind durchaus zu dem gleichen Ergebnis gelangt, haben auſserdem aber noch gezeigt, daſs die nervösen Terminalfasern mit der Substanz der Muskelzellen eine relativ feste Verbindung an beschränkten Punkten eingehen [8] und daselbst zu kleinsten Knötchen anschwellen [9]. Ähnliche Resultate sind von Klebs, Löwit, Gscheidlen [10] auch in betreff der glatten Muskulatur

---

[1] BEALE. *Philosoph. Transactions.* 1860. Vol. CL. p. 611, u. *Arch. of med.* 1862. No. XI. p. 257. — W. KRAUSE, *Die motor. Endplatten d. quergestreift. Muskelfasern.* Hannover 1869. — KÖLLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 168 fg.

[2] Über den komplizierten Modus dieser Verschmelzung vgl. KÜHNE, *Ztschr. f. Biologie.* 1884. p. 501.

[3] ENGELMANN, PFLUEGERs *Arch.* 1875. Bd. VII. p. 47. — FÖTTINGER, *Arch. de biologie.* 1880. T. I. p. 279. — FLESCH, *Stzber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.* 1880.

[4] J. GERLACH, *Das Verhältn. d. Nerven zu d. willkürl. Muskeln d. Wirbeltiere.* Leipzig 1874; *Tagebl. d. 48. Versamml. deutscher Naturforscher u. Aerzte in Graz.* 1875. Sekt. f. Anatomie u. Physiologie.

[5] KRAUSE, *Nachr. von d. Univ. u. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.* 1867. Nr. 375.

[6] FISCHER, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 354.

[7] SCHWEIGGER-SEIDEL, STRICKERs *Hdbch. d. Gewebelehre.* Leipzig 1871—1872. Bd. I. p. 177.

[8] L. GERLACH, *Arch. f. pathol. Anat.* 1876. Bd. LXVI. p. 187.

[9] V. OPENCHOWSKI, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1883. Bd. XXII. p. 408.

[10] KLEBS, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 36, u. *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXXII. p. 168. — LÖWIT, *Wien. Stzber.* III. Abth. 1875. Bd. LXXI. p. 355. — GSCHEIDLEN, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 321.

Froschblase, Blutgefäfse) erzielt worden. Die feinsten marklosen Endfäserchen des nervösen Endnetzes treten auch hier zwischen die einzelnen Muskelzellen und schmiegen sich den letzteren auf verhältnismäfsig lange Strecken dicht an. Nach RANVIER[1] endlich wäre die Endigungsweise der Nerven in der glatten Muskulatur allgemein so eingerichtet, dafs ein und derselbe Endfaden mittels einer knopfförmigen Anschwellung (tâche motrice) mehreren von ihm in seinem Verlaufe berührten Zellen fest anhaftet, mit der kontraktilen Substanz also eine im ganzen ähnliche Beziehung eingeht, wie wir sie am gestreiften Muskelbündel in höherer Entwickelung kennen gelernt haben. Die Angaben FRANKENHÄUSERS[2] über eine direkte Verbindung zwischen Muskelkern resp. Kernkörperchen und Nervenfaser sind ohne ausreichende Unterstützung geblieben.

VOM CHEMISCHEN VERHALTEN DER MUSKELN.

§ 76.

An dem chemischen Bau des Muskelgewebes sind vorwiegend Eiweifssubstanzen beteiligt. Dies lehren schon die älteren Wahrnehmungen LIEBIGS und LEHMANNS[3], welche beide durch Behandlung glatter und quergestreifter Muskulatur mit verdünnter 0,1—0,2prozentig. Salzsäure grofse Mengen eines Proteinkörpers zu extrahieren vermochten, das von ihnen sogenannte Muskelfibrin oder Syntonin, freilich aber darin irrten, dafs sie den von ihnen gewonnenen Stoff auch im lebenden Muskel vorhanden glaubten und die kontraktile Substanz selbst isoliert zu haben meinten. Vorstellungen, wie die letztere, mufsten unwiederbringlich schwinden, seit man einen dem Syntonin chemisch völlig entsprechenden Körper aus jedem beliebigen flüssigen oder koagulierten Albumin darstellen lernte und das Syntonin als eine Verbindung der Säure mit Albumin, ein Acidalbuminat, kurz als ein Produkt des chemischen Eingriffs selbst erkannte. Eine wirkliche fruchtreiche Förderung hat die Muskelchemie erst durch W. KÜHNE[4] erfahren, welchem es mittels einer eigenartigen Methode gelang, den Inhalt des Sarkolemschlauchs in grofser Quantität und in einem Zustande zu gewinnen, welcher hinreichende Garantien gewährte, dafs man eine allerdings nicht mehr kontraktile, aber im lebenden Muskel mindestens präformiert enthaltene Substanz isoliert habe. Die Erfahrung hatte gezeigt, dafs bei —7 bis —10° C. zum Gefrieren gebrachte Froschmuskeln auch den heftigsten Reizungen gegenüber reaktionslos verharren, beim Auftauen aber ihre frühere Irritabilität fast vollkommen wiedererlangen. Mit einiger

[1] RANVIER, *Cpt. rend.* 1878. T. LXXXVI. p. 1142; *Leçons d'anatomie générale.* Année 1877—1878: *Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique.* Paris 1880. p. 498 u. fg.

[2] FRANKENHÄUSER, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1866. p. 865; *Die Nerven der Gebärmutter etc.* Jena 1867.

[3] LIEBIG, *Annal. d. Chem. u. Pharm.* 1850. Bd. LXXIII. p. 125. — LEHMANN, *Lehrb. d. physiol. Chemie.*

[4] W. KÜHNE, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin* 1859. p. 493; *Arch. f. Anat u. Physiol.* 1859. p. 564 u. 748; *Myolog. Unters.* Leipzig 1860; *Unters. üb. d. Protoplasma u. d. Contractilität.* Leipzig 1864; *Lehrb. d. physiol. Chemie.* Leipzig 1868.

Sicherheit liefs sich also vermuten, dafs die Zerkleinerung des Muskels, ohne welche auf die Isolierung seines Inhalts in keinem Falle zu rechnen war, den wenigst schädlichen Einflufs ausüben würde, wenn man dieselbe nicht an frischen, zuckungsfähigen, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, sondern an frischen, zu einem Eisklumpen erstarrten Präparaten zur Ausführung brächte. Von Anschauungen dieser Art geleitet liefs KÜHNE eine gröfsere Anzahl von Froschmuskeln bei —7 bis —10° C. gefrieren, zerlegte dieselben mittels stark abgekühlter Rasiermesser in feine Scheiben und erhielt nach langsamem Zerreiben der zerschnittenen Masse ein schneeartiges Pulver — Muskelschnee —, welches schon bei —3° C. zu einer sirupartigen, sehr trüben Flüssigkeit auftaute. In einem Becherglase aufgefangen und bei Zimmertemperatur aufbewahrt, gerann dieselbe spontan, nahm meistens schon nach einigen Stunden an Stelle ihrer früheren alkalischen eine deutlich saure Reaktion an und schied spärliche Mengen einer opaleszierenden, dünnen Flüssigkeit ab. In Hinblick auf die äufsere Analogie, welche zwischen den eben geschilderten Erscheinungen und denjenigen der Blutkoagulation besteht, hat KÜHNE den von ihm ausgeprefsten Muskelsaft Muskelplasma, die nach der Gerinnung austretende Flüssigkeit Muskelserum genannt.

Dafs indessen auch innere Analogien zwischen beiden Vorgängen angenommen werden müssen, kann kaum noch zweifelhaft sein, seit es A. SCHMIDT und seinen Schülern[1] gelungen ist, nachzuweisen, dafs sowohl die lebende Muskelsubstanz bei künstlicher Durchströmung, als auch der aus lebenden oder toten Muskeln ausgeprefste Parenchymsaft bei Vermischung mit reinem Blutplasma beträchtliche Mengen von Fibrinferment produzieren, des nämlichen Stoffes also, dessen Gegenwart die unerläfsliche Voraussetzung für das Zustandekommen der Blutgerinnung bildet, und ferner, dafs Spuren dieses eigentümlichen Körpers sich regelmäfsig aus dem frischen Muskelgewebe extrahieren lassen, eine vermehrte Bildung desselben aber während der Entwickelung der sogenannten Muskelstarre im absterbenden Muskel Platz greift. Es wird nur bei der Parallelisierung von Blut- und Muskelgerinnung der thatsächlichen Differenzen nicht vergessen werden dürfen, welche einerseits zwischen den stofflichen Ergebnissen beider Vorgänge, anderseits auch zwischen letzteren selbst bestehen.

Bezüglich des Produktes der Muskelgerinnung ist im Auge zu behalten, dafs der geronnene Stoff des Muskelplasmas, KÜHNES Myosin, nicht identisch ist mit dem Blutfibrin. Denn wenn er auch mit letzterem die Fähigkeit gemein hat, Wasserstoffsuperoxyd kräftig zu zersetzen, in allen andern chemischen Beziehungen unterscheidet er

---

[1] GRUBERT, *Ein Beitrag zur Physiologie d. Muskels.* — KLEMPTNER, *Über d. Wirk. d. dest. Wassers u. des Coffeins auf d. Muskeln u. über d. Ursache d. Muskelstarre.* — KÜGLER, *Über d. Starre d. Säugethiermuskels.* Dissert. Dorpat 1883.

sich von dem Koagulationsprodukte des Blutes erheblich, namentlich durch seine Leichtlöslichkeit in Kochsalzlösungen bis zu 10%, welche das Blutfibrin gar nicht, und in 0,1% Salzsäurelösung, welche dasselbe nur schwer verflüssigen.

Was endlich den Vorgang der Myosingerinnung selbst anbelangt, so ist ebenfalls nicht zu verkennen, dafs er in gewissen auffälligen Punkten von demjenigen der Blutgerinnung abweicht. Tropfen flüssiges Muskelplasma von —3° C. T. erstarren sofort zu einem festen Koagulum, wenn man sie auf eine bis zur Zimmertemperatur erwärmte Porzellanplatte, oder in destilliertes Wasser, 10% Kochsalzlösung, endlich auch in 0,1% Salzsäure fallen läfst, und letztere beiden Flüssigkeiten lösen darauf das in ihnen ausgeschiedene Myosin sogleich wieder auf, wobei die Kochsalzlösung dasselbe nicht weiter verändert, die Salzsäure dagegen eine Umwandlung desselben in Syntonin bewirkt. Von der Fibrinbildung wissen wir aber, dafs die genannten Verhältnisse entweder keinen oder zum Teil einen geradezu hemmenden Einflufs auf sie ausüben und dafs eine schnelle Verflüssigung des fertigen Fibrins weder durch 10% Kochsalz- noch durch 0,1% Salzsäurelösung zu erzielen ist.

Das Myosin bildet den wesentlichen Bestandteil des geronnenen Muskelplasmas. Die geringen Mengen andrer Eiweifskörper, welche Kühne aufserdem noch aus dem Muskel dargestellt hat, sind sämtlich im Muskelserum enthalten, aus welchem der eine derselben, gleichviel ob das Muskelserum schwach alkalisch oder neutral oder schwach sauer reagiert, konstant durch Erwärmung auf 45°C., der zweite, ganz wie (Blut-) Serumalbumin, erst bei Erhitzung auf 75°C. ausfällt. Endlich unterscheidet Kühne noch einen dritten Eiweifskörper im Muskelserum, welchen er als Kalialbuminat bezeichnet. Die Fällungstemperatur desselben hängt von dem Säuregrad der ihn gelöst enthaltenden Flüssigkeit ab und kann unter günstigen Umständen bei Gegenwart von viel freier Säure selbst schon bei 35°C. liegen. Fragen wir nun, welche allgemeinen Schlüsse aus diesen chemischen Errungenschaften gezogen werden dürfen, so ist zweifellos durch dieselben dargethan, dafs der lebende Muskel einen Stoff enthalten mufs, welcher ähnlich wie das Blut gerinnt, und zweitens, dafs die Muskelsubstanz aus mehreren verschiedenartigen Proteinkörpern zusammengesetzt ist. In welcher Beziehung die letzteren aber zu der erregbaren, kontraktilen Substanz des Muskels stehen, darüber kann vorläufig gar nichts ausgesagt werden. Eine spezifische Bedeutung für den Muskel scheint nur der eine konstant bei 45°C. koagulierende Albuminstoff zu besitzen, alle übrigen können auch aus nicht kontraktilen Geweben extrahiert werden. Ganz speziell lassen sich keineswegs unbeträchtliche Mengen Myosin, welches Kühne als einen direkten Abkömmling der kontraktilen Muskelsubstanz selbst angesehen wissen will, auch aus der Hornhaut des Säugetierauges mittels 10% Kochsalzlösung darstellen und zwar nicht etwa des-

halb, weil die möglicherweise kontraktilen Kornealzellen in Lösung übergehen, sondern weil die nicht kontraktile Kittsubstanz der Kornealfibrillen aus einem myosinähnlichen Stoffe besteht (SCHWEIGGER-SEIDEL[1]).

Die genannten Eiweifskörper sind aus jedem beliebigen quergestreiften Muskel zu isolieren; ein andrer, bisher nicht aufgeführter, das Hämoglobin, findet sich dagegen nur in den rotgefärbten Muskeln, nicht in den blassen (Psoas des Kaninchens). Sein normales Vorhandensein in den ersteren, von KOELLIKER zuerst vermutet, ist durch KÜHNE[2] u. a. unbestreitbar dargethan.

Die zweite Gruppe stickstoffhaltiger Substanzen, welche im Muskelserum oder im wässerigen Muskelextrakte nach Entfernung der Albuminstoffe angetroffen werden, bilden die Fermente[3], von welchen BRUECKE das Pepsin, MAGENDIE ein diastatisches, A. SCHMIDT und seine Schüler das Fibrinferment nachgewiesen haben, über deren Bedeutung für die physiologische Funktion des Muskels nichts Sicheres bekannt ist, ferner das durch LIEBIG entdeckte Kreatin, welches bei seiner Darstellung leicht in Kreatinin übergeht und dadurch Veranlassung gegeben hat, irrtümlicherweise auch diese starke alkalische Basis im Muskelgewebe vorauszusetzen[4]; drittens die von SCHERER, STRECKER und STAEDELER aufgefundenen Körper, das Sarkin (Hypoxanthin) und Xanthin, endlich eine stickstoffhaltige Säure, die Inosinsäure. In bezug auf das Kreatin ist hervorzuheben, dafs seine Menge im Muskel aufserordentlich gering ist, in menschlichen Muskeln nach PERLS zwischen 0,135—0,489 % schwankt und fast genau die gleichen Grenzen der Variation in den verschiedensten Tierklassen einhält (VOIT[5]). Noch viel unbedeutender ist die Menge des im Fleischsafte gelösten Sarkins, Xanthins und der Inosinsäure. Quantitative Bestimmungen haben ergeben, dafs im Kaninchenfleische nur 0,0220—0,0225% Sarkin, Xanthin noch viel weniger (NEUBAUER[6]), Inosinsäure zu 0,014 % vorkommt (CREITE[7]). Die Bildungsart dieser Stoffe im Muskel ist direkt noch nicht ermittelt; ihr Stickstoffgehalt deutet indessen darauf hin, dafs sie als Zersetzungsprodukte eiweifsartiger Muskelbestandteile anzusehen sein dürften. Für ihre Bedeutung als Rückbildungsprodukte

---

[1] SCHWEIGGER-SEIDEL, *Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig*. 1869. p. 121.

[2] W. KÜHNE, *Arch. f. path. Anat.* 1865. Bd. XXXIII. p. 79; *Untersuchungen aus dem Institut der Universität Heidelberg*. 1882. Bd. II. p. 133. — RAY-LANKESTER, PFLUEGERS *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 315. — GSCHEIDLEN, ebenda. 1874. Bd. VIII. p. 506. — L. RANVIER, *Arch. de Physiol. norm. et path.* 1874. p. 446.

[3] BRUECKE. *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 1861. Bd. XLIII. p. 601. — MAGENDIE, *Cpt. rend.* 1846. T. XXIII. p. 189. — MICHELSON, *Einige Versuche über die Todtenstarre des Muskels.* Diss. Dorpat 1872. — KLEMPTNER, *Ueber die Wirkung des destill. Wassers und des Coffeins auf die Muskeln etc.* Diss. Dorpat 1883. — KÜGLER, *Ueber die Starre des Säugethiermuskels.* Diss. Dorpat 1883. — GRUBERT, *Ein Beitrag zur Physiol. d. Muskels.* Diss. Dorpat 1883.

[4] Vgl. NAWROCKI, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1865. p. 417; *Ztschr. f. analyt. Chemie.* 1865. Bd. IV. p. 330.

[5] PERLS, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* 1869. Bd. VI. p. 243. — VOIT, *Sitzungsberichte der kgl. bayer. Akad. d. Wiss. zu München.* 1867. Bd. I. p. 364.

[6] NEUBAUER, *Ztschr. f. analyt. Chem.* 1867. Bd. VI. p. 33.

[7] CREITE, *Ztschr. f. rat. Med.* 1869. III. R. Bd. XXXVI. p. 195.

spricht ihre Ausscheidung durch den Harn; der Umstand, daſs im Harn mehr Kreatinin als Kreatin gefunden wird, beweist, daſs letzteres sich auf seinem Wege durch das Blut und die Nieren teilweise in Kreatinin umsetzt, wie dies beim Erwärmen mit Säuren auch auſserhalb des Organismus geschieht. Eine weitere Verwendung jener Alkaloide im Stoffwechsel anzunehmen liegt keine Veranlassung vor; ihres Stickstoffgehalts wegen sie als zum Wiederersatz von Geweben bestimmt zu betrachten ist eine völlig unberechtigte Hypothese, welche mit dem gleichen Recht auch auf Harnstoff und Harnsäure ausgedehnt werden könnte, woran glücklicherweise noch niemand gedacht hat. Von allen diesen Substanzen galt lange Zeit als feststehend, daſs sie nicht allein überhaupt Umsetzungsprodukte der kontraktilen Fleischfaser selbst, sondern auch daſs ihre Bildung durch die Thätigkeit der letzteren bedingt sei, daſs sie gewissermaſsen die Abfälle der durch die Arbeit abgenutzten Muskelfaser seien. Höchst unerwartet kam es daher den meisten, als der direkte Versuch herausstellte, daſs die quantitativen Verhältnisse gerade der stickstoffhaltigen Elemente des Muskelextrakts keinerlei Änderung durch die Muskelthätigkeit erfahren, sondern sämtliche infolge der letzteren auftretenden chemischen Modifikationen im Gegenteile innerhalb der stickstofffreien Muskelbestandteile, der dritten Gruppe der hier zu besprechenden Stoffe, ablaufen. Diese besteht teils aus kristallisationsfähigen, teils aus nicht kristallisationsfähigen, teils aus gasförmigen Körpern, als deren wichtigste das Wasser, der Inosit (Muskelzucker), ein gärungsfähiger Zucker (Fleischzucker)[1], das Glykogen[2], die Fleischmilchsäure, endlich zwei Gase, die Kohlensäure und der Sauerstoff zu bezeichnen sind. Unter ihnen ist nur das Wasser und das Glykogen quantitativ bestimmt worden. Nach einer Analyse von BIBRA fanden sich in 1000 Gewichtsteilen menschlicher Muskulatur 744,5 Gewichtsteile Wasser, in 1000 Gewichtsteilen Froschfleisch 804,3 Gewichtsteile Wasser. Bezüglich des Glykogens ist hervorzuheben, daſs seine Menge in den verschiedenen Muskeln eines und desselben Tieres erheblichen Schwankungen unterliegt, bei Kaninchen z. B. nach O. NASSE innerhalb der Grenzen von 0,35 bis 0,9 % variiert, Mittelzahlen aufzustellen daher kaum ratsam ist. Von einem der aufgezählten Stoffe, dem Fleischzucker, ist es sogar fraglich, ob derselbe im normalen Zustande des Muskels vorkommt und nicht vielmehr erst bei der chemischen Präparation durch fermentative Vorgänge aus dem sicher vorhandenen Glykogen entstanden ist, von einem zweiten, der Fleischmilchsäure, unbestreitbar, daſs sie minde-

---

[1] G. MEISSNER, *Nachr. von d. Univ. u. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.* 1861. Nr. 15; 1862. Nr. 10.

[2] O. NASSE, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 97; 1877. Bd. XIV. p. 473 (480). — BRUECKE, *Wiener Sitzber.* Math.-ntw. Cl. 1871. 2. Abth. Bd. LXIII. p. 214. — S. WEISS, ebenda. 2. Abth. Bd. LXIV. p. 284.

stens im ruhenden, frisch ausgeschnittenen Muskel fehlt. In betreff der Muskelgase, des Sauerstoffs und der Kohlensäure, endlich wissen wir von ersterem nur, dafs er sicher aus dem Blute zum Muskelparenchym übertritt, dort aber sogleich chemisch gebunden wird, von letzterer, dafs nur kleine Anteile derselben im ruhenden, frischen Muskel vorkommen. Ausgeschnittene, möglichst unveränderte Muskeln vom Frosche geben daher unmittelbar nur wenig CO_2 (in einem Falle 2,74 Vol.% bei 0° und 1 m Hg D.), gar keinen O an die TORRICELLIsche Leere der GEISSLERschen Gaspumpe ab (L. HERMANN).[1] Nichtsdestoweniger knüpft sich gerade an diese lange Zeit nur wenig beachteten, stickstofffreien Bestandteile aus dem oben angeführten Grunde das regste physiologische Interesse.

Der erste Versuch, das Stattfinden eines chemischen Umsatzes im Muskel während seiner Thätigkeit nachzuweisen, rührt von HELMHOLTZ[2] her. HELMHOLTZ fertigte wässerige und alkoholische Extrakte aus Froschmuskeln an, von welchen die einen durch häufig wiederholte Kontraktionen stark ermüdet, die andern frisch und ausgeruht waren. Verglich er alsdann die Rückstände der verschiedenen Extrakte untereinander, so stellte sich regelmäfsig heraus, dafs das alkoholische Extrakt der ermüdeten Muskeln reichhaltiger, das wässerige ärmer an gelösten Bestandteilen war, als die entsprechenden Extrakte der nicht in Thätigkeit gewesenen Muskeln. Diese Beobachtung, welche später mehrfach bestätigt wurde[3], ist wichtig, gibt aber selbstverständlich keinen Aufschlufs über die Beschaffenheit der Stoffe, deren chemische Umgestaltung das verschiedenartige Verhalten der Extraktrückstände bedingt. Von ganz besonderer Bedeutung war es daher, als DU BOIS-REYMOND[4] die chemische Veränderlichkeit der Muskelsubstanz während ihrer Thätigkeit an einem ganz bestimmten chemischen Körper darzuthun vermochte und durch den Nachweis, dafs die neutrale oder schwach alkalische Reaktion frisch ausgeschnittener, ruhender Muskeln, sowohl infolge anhaltender, aber nicht die Lebensfähigkeit vernichtender Kontraktionen, als auch infolge des Absterbens, durch Entwickelung von **Fleischmilchsäure** in eine deutlich saure übergeht, den Stoffumsatz des thätigen Muskels zum ersten Male klarlegte.

Die hauptsächlichen Beweise liefern folgende Versuche DU BOIS-REYMONDS. Trennt man einem lebenden oder soeben ohne vorhergegangene heftige Bewegungen gestorbenen Tiere (z. B. einem durch Pfeilgift getöteten) einen Muskel ab, so findet man die Reaktion eines frisch angelegten Querschnittes desselben ausnahmslos neutral oder schwach alkalisch, auch dann, wenn man vorher durch Ausspritzen der Gefäfse mit Wasser oder Zuckerlösung das Blut entfernt hat, um den Einwand zu beseitigen, dafs die alkalische Reaktion des Blutes

---

[1] L. HERMANN, *Unters. üb. d. Stoffwechsel d. Muskeln.* Berlin 1867. p. 1 fg.
[2] HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1845. p. 72.
[3] J. RANKE, *Tetanus, eine physiol. Studie.* Leipzig 1865.
[4] E. DU BOIS-REYMOND, *De fibrae muscular. reactione, ut chemicis visa est acida.* Berl. 1859; *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1859. p. 288.

die saure des Parenchymsaftes verdeckt habe. Läfst man einen solchen durchschnittenen Muskel vor dem Vertrocknen geschützt liegen, so findet man nach einiger Zeit den früheren Querschnitt lebhaft sauer geworden, während ein frisch an einer andren Stelle angelegter noch neutral reagiert, nach einer weiteren Frist aber ebenfalls sauer erscheint, bis eine Zeit kommt, wo auch jeder frische Querschnitt unmittelbar sauer reagiert. Das Sauerwerden eines anfangs neutralen Querschnitts rührt nicht von einer an der Luft eintretenden Oxydation, sondern von dem durch die mechanische Verletzung bedingten schnellen Tode her, da der Erfolg derselbe ist, wenn man die Muskeln unter Quecksilber durchschneidet und aufbewahrt. Alle Einwirkungen, welche den Eintritt der Totenstarre des Muskels herbeiführen, setzen die alkalische Reaktion seines Inhalts in eine saure um, mit einer einzigen Ausnahme. Während nämlich frische Muskeln, wenn man sie wenige Minuten einer Temperatur von 45—50 ° C. aussetzt, augenblicklich sauer werden, erscheinen Muskeln, welche kurze Zeit der Siedehitze ausgesetzt waren, zwar starr, aber alkalisch und bleiben alkalisch. Sauer reagierende Muskeln werden, wenn die Fäulnis bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten ist, endlich alle durch Bildung von Ammoniak wieder alkalisch. Was die lebendige Säuerung des Muskels durch erschöpfende Thätigkeit anbelangt, so beobachtet man dieselbe am besten an Tieren, welche nach Strychninvergiftung unter anhaltenden heftigen Krämpfen gestorben, oder an Muskeln, welche bis zur Erschöpfung mit Induktionsströmen von ihren Nerven und dann von ihrer eignen Substanz aus tetanisiert worden sind; jeder frisch angelegte Querschnitt der so angestrengten Muskeln reagiert lebhaft sauer. Durchschneidet man vor der Strychninvergiftung oder vor dem anhaltenden Tetanisieren des Rückenmarks den *nervus ischiadicus* der einen Seite, so dafs die Unterschenkelmuskeln dieser Seite an den Krämpfen nicht teilnehmen, so bleiben diese Muskeln auch alkalisch, während die der andren Seite durch die genannten Eingriffe sauer werden. Mit diesen neueren Beobachtungen Du Bois-Reymonds steht auch eine ältere, von Lehmann referierte Angabe von Berzelius, dafs das Fleisch gehetzter Tiere nach dem Tode eine auffallend grofse Menge freie Säure enthalte, im Einklang.

Die nächsten Fragen, welche die Physiologie an diese Thatsachen knüpfen mufs, sind folgende: Aus welchem Bestandteil des Muskels und wie entsteht die Milchsäure? Ist ihre Bildung durch die Thätigkeit und ihre Entstehung nach dem Tode derselbe Prozefs? Auf keine von beiden Fragen läfst sich zur Zeit eine entscheidende Antwort geben. Dafs die Milchsäure nicht etwa aus der Nahrung, d. h. aus in Milchsäure umgewandelten Kohlenhydraten stammt und vom Blute in das Muskelparenchym transsudiert, beweisen zur Genüge die Thatsachen, welche die Säuerung nach dem Tode, wo sie selbst in blutleeren Muskeln eintritt, betreffen. Die Säuerung nach dem Tode durch die beginnende Fäulnis, und die Säuerung während des Lebens durch übermäfsige Thätigkeit als verschiedene Prozesse aufzufassen, liegt bis jetzt nicht der mindeste Grund vor. Es ist daher auch anzunehmen, dafs die Quellen der Säure und ihre Bildungweise in beiden Fällen dieselben sind. Keineswegs aber darf daraus gefolgert werden, dafs die Bildung der Säure im Leben zusammenfalle mit einem durch die Thätigkeit bedingten Absterben des Muskels, oder dafs auf der andren Seite die Totenstarre, welche von der Säuerung begleitet wird, auf einer vitalen Thätigkeit des Muskels, einer letzten anhaltenden Kontraktion desselben beruhe. Beide Schlüsse sind durch Thatsachen, deren Erörterung nicht hier-

her gehört, entscheidend widerlegt. Höchst wahrscheinlich wird jede Muskelkontraktion im Leben von einer mit Säurebildung verknüpften Zersetzung begleitet. Dafür spricht die von J. RANKE ermittelte Thatsache, dafs jedem frischen Muskel ein bestimmtes Maximum der Säurebildung zukommt, welches seiner Leistungsfähigkeit proportional ist, und der von R. HEIDENHAIN[1] geführte Nachweis, dafs der Säuerungsgrad des Muskels bis zu gewissen Grenzen mit der ihm übertragenen Arbeit wächst. Der Grund, dafs wir die Säure nur nach starken Anstrengungen des nicht ausgeschnittenen Muskels in demselben nachweisen können, liegt wohl darin, dafs die geringen Mengen derselben, welche bei mäfsiger Thätigkeit gebildet werden, im lebenden Körper schnell durch das alkalische Blut neutralisiert und fortgeschafft werden. Wenn nun aber auch zweifellos entschieden ist, dafs die Milchsäure im Muskel selbst entsteht, so herrscht über die Art und die Quelle ihres Ursprungs noch keineswegs die wünschenswerte Klarheit. Der nächstliegende Gedanke wäre, das Glykogen oder den aus ihm hervorgegangenen Zucker, vielleicht auch den Inosit, kurz die Kohlenhydrate des Muskelsaftes als ihre Muttersubstanzen anzusprechen. Wissen wir doch durch MALY[2], dafs mindestens die ersteren beiden Stoffe unter bestimmten Fermentationsbedingungen nicht nur, wie lange Zeit geglaubt wurde, gewöhnliche Milchsäure, welche bekanntlich in der sauer gewordenen Tiermilch enthalten ist, liefern, sondern mitunter sogar grofse Mengen der isomeren Fleischmilchsäure bilden. Einen wirklichen Beweis für die angedeutete Möglichkeit besitzen wir indessen noch nicht; dieser würde erst gegeben sein, wenn es zu zeigen gelänge, dafs, sei es Inosit, sei es Glykogen, während der Muskelthätigkeit in einem der neu entstandenen Milchsäure äquivalenten Verhältnis verschwänden. Wäre derselbe aber auch geliefert, so würden sich daran die weiteren Fragen knüpfen, welche Agenzien jene Gärungsmetamorphose der Kohlenhydrate in Gang setzen, und wie die Gegenwart der letzteren im Muskel chemisch zu erklären ist. Auf die erste Frage ist so wenig eine genügende Antwort zur Zeit möglich, als auf die Frage nach der Natur und Wirkungsweise irgend eines sogenannten Fermentes; wir können auch hier nur als wahrscheinlich hinstellen, dafs irgend ein eiweifsartiger oder den Albuminaten nahestehender Stoff die Rolle des Fermentes spielt. Nicht besser steht es mit der zweiten Frage. Es haben allerdings die Untersuchungen über die Zersetzungsweise der Eiweifskörper und ihre Produkte zu der Vermutung geführt, dafs in den Albuminaten neben stickstoffhaltigen Atomkomplexen eine Atomgruppe, welche zu den Kohlenhydraten zu rechnen ist, in irgend welcher Form präformiert enthalten sei, und

[1] R. HEIDENHAIN. *Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung u. Stoffumsatz bei d. Muskelthätigkeit.* Leipzig 1864.
[2] MALY, *Berichte d. deutsch. chem. Ges. zu Berlin.* 1874. Bd. VII. p. 1567.

daran knüpft sich die weitere Vermutung, daſs auch im Organismus bei der Umsetzung der Muskelalbuminate neben den notorisch entstehenden, im Muskelsaft zu findenden, stickstoffhaltigen Derivaten (Kreatin) jene kohlenhydratartige Atomgruppe in der Form von Glykogen etc. sich abspalte. Allein es fehlt noch viel, um diesen Vermutungen einige Sicherheit zu geben, und namentlich für das Glykogen lieſse sich auch die Möglichkeit denken, daſs dasselbe, an einem andren Orte des Organismus, innerhalb der Leber, produziert, erst durch den Blutstrom dem Muskelparenchyme zugeführt und in letzterem zum Verbrauche abgelagert würde. Die Abnahme freilich des Glykogengehalts bei gesperrter, die Zunahme bei gesteigerter Blutzufuhr zu den Muskelgefäſsen, wie sie von CHANDELON [1] gefunden wurde, gibt keinen eindeutigen Beweis für die zweite Eventualität, seit A. SCHMIDT und GRUBERT erwiesen haben, daſs Durchleitung von Blutplasma durch die Gefäſse des Muskels komplizierte Spaltungsprozesse in demselben unter Bildung von Fibrinferment hervorruft. [2] Wir bescheiden uns demnach ein endgültiges Urteil hier zu fällen und wenden uns der Besprechung des zweiten Körpers zu, für welchen gleichfalls der direkte Versuch eine bei der Muskelkontraktion stattfindende Vermehrung dargethan hat, der Kohlensäure. Für den vom Blute durchströmten Muskel des lebenden Tieres wurde die in Rede stehende Thatsache von LUDWIG und SCZELKOW [3] erwiesen. Ihre mühevollen Untersuchungen führten unmittelbar zu dem Schlusse, daſs jede Muskelkontraktion von einer sehr beträchtlichen CO_2-Produktion begleitet ist, welche sich darin ausspricht, daſs das Venenblut des ruhenden Muskels erheblich ärmer an CO_2 ist als dasjenige des thätig gewesenen. Berechnet man aus den von ihnen mitgeteilten Zahlen einen Mittelwert, so findet sich, daſs der CO_2-Gehalt des zum Muskel geleiteten, arteriellen Blutes (26,71 Vol. % bei 0° und 1 m Hg D.) im austretenden venösen Blute des ruhenden Organs um 24,29 %, in demjenigen des thätigen um 38,45% zugenommen hatte. Die normale CO_2-Produktion des ruhenden Muskels hatte demnach eine Steigerung um 58,29% erfahren. Die nächstliegende Frage nach dem Orte der muskulären CO_2-Bildung, ob derselbe in der Muskelsubstanz zu suchen sei oder im Blute, wohin etwa leicht oxydierbare Stoffe aus dem erregten Gewebe übergetreten und erst nachträglich durch den Sauerstoff des Hämoglobins zu CO_2 verbrannt sein könnten, ist mit Hinblick auf die einander widersprechenden experimentellen Ergebnisse vorläufig nicht zu beantworten. Aus den Versuchen L. HERMANNS [4]

---

[1] CHANDELON, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 626.
[2] GRUBERT, *Ein Beitrag zur Physiol. d. Muskels.* Diss. Dorpat 1883.
[3] LUDWIG u. SCZELKOW, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 2. Abth. 1861. Bd. XLV. p. 171. — LUDWIG u. A. SCHMIDT, *Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1868. p. 1.
[4] L. HERMANN, a. a. O. — Vgl. ferner G. LIEBIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 393. — VALENTIN, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1855. Bd. XIV. p. 431; 1857. N. F. Bd. I. p. 285. — MATTEUCCI, *Ann. de chim. et de phys.* III. Sér. 1856. T. XLVII. p. 129.

welcher ausgeschnittene Froschmuskeln, nach vorausgegangener Aktion an das Vacuum der Gaspumpe unter Umständen den sechsfachen Betrag (7,66 Vol. % und bei 0° und 1 m Hg D.) der im ruhenden Muskel nachweisbaren CO_2 abgeben sah, würde allerdings gefolgert werden müssen, dafs der CO_2 bildende Prozefs in der kontraktilen Substanz selbst und nicht im Blute der Muskelgefäfse ablaufe. Dieser Schlufs verliert aber an Sicherheit, wenn man die entgegengesetzten Beobachtungsresultate STINTZINGS [1] an Muskeln von Warmblütern (Kanichen) berücksichtigt, aus welchen im Widerspruch mit dem Befunde HERMANNS hervorgeht, dafs der Tetanus den Gehalt des ausgeschnittenen Muskels an freier CO_2 nicht steigert, und wenn man ferner der Wahrnehmungen MINOTS [2] gedenkt, welcher durch sorgfältig ausgelöste Muskeln frisch getöteter Hunde nicht wie LUDWIG und SCZELKOW defibriniertes Blut, sondern blutkörperfreies sauerstoffarmes Blutserum leitete, und zu dem überraschenden Ergebnis gelangte, dafs der Muskeltetanus keine in Betracht kommende Zunahme der Serum-CO_2 bewirkt. Ohne also das Vorhandensein einer unter Abgabe von CO_2 zersetzbaren Substanz innerhalb des Muskelbündels leugnen zu wollen, müssen die Beziehungen, welche zwischen Muskelthätigkeit und CO_2-Produktion sowohl nach den Versuchen LUDWIGS und SCZELKOWS, als auch nach den Erfahrungen über die Zunahme der Atem-CO_2 bei körperlicher Anstrengung bestehen, als durchaus rätselhaft bezeichnet werden. Was schliefslich die übrigen stickstofffreien Muskelbestandteile anlangt, so ist nur noch für das Wasser eine quantitative Zunahme während der Muskelthätigkeit nachgewiesen, zugleich aber auch gezeigt worden, dafs diese Vermehrung des Wassergehaltes nur in dem von Blut durchströmten nicht in dem ausgeschnittenen Muskel erfolgt, zweifellos also auf einer Aufsaugung von Wasser aus dem Blute, nicht auf einer intramuskulären Wasserbildung beruht. In Übereinstimmung damit steht, dafs das Blut tetanisierter Tiere wasserärmer wird (J. RANKE). Weitere, namentlich von J. RANKE gemachte Angaben über Zunahme des Zuckers und des Fettes im thätigen Muskel sind unsicher und nur mit Vorsicht aufzunehmen.

Kehren wir nun wieder zu den beiden Stoffen, deren Quellen jedenfalls im Muskelparenchyme zu suchen sind, der Milch- und der Kohlensäure zurück. Wir wissen, dafs dieselben in normalen Verhältnissen schnell und vollständig vom Blute ausgewaschen werden und für die physiologische Funktion des Muskels fortan ohne jede Bedeutung sind. Es hindert folglich auch nichts, dieselben als Endprodukte des muskulären Stoffwechels anzusprechen, deren Gehalt an Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff durch immer erneute Zufuhr ersetzt werden mufs. In welcher Form die ersten beiden Elemente,

---

[1] STINTZING, PFLUEGERS *Arch.* 1880. Bd. XXIII. p. 151.
[2] MINOT, *Arb. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1876. p. 1.

ob als Proteinkörper oder als Kohlenhydrate (Glykogen), dem Muskel durch das Blut neu zugeführt werden, ist nicht bekannt. Bezüglich des Sauerstoffs ist jedoch direkt erwiesen, daſs er als solcher gasförmig aus dem Blute entnommen wird und sich stets nicht einmal sehr fest gebunden innerhalb des Muskelparenchyms vorfindet. Denn einerseits hat die vergleichende Analyse des arteriellen und venösen Blutes bei ruhenden und bei thätigen Muskeln einen zu gunsten der letzteren gesteigerten O-Verbrauch nachgewiesen, unter normalen Zirkulationsverhältnissen im lebenden Körper (LUDWIG und SCZELKOW[1]) eine durchschnittliche Zunahme um den 1,6fachen, an ausgeschnittenen Muskeln bei künstlicher Durchströmung mit defibriniertem nur auf 18—20° C. erwärmten Blute um den 1,4fachen Wert (LUDWIG und A. SCHMIDT[2]), anderseits hat GRUETZNER[3] das Verhalten wässeriger Muskelextrakte gegen leicht oxydierbare Körper geprüft und ermittelt, daſs 0,5 % Pyrogallussäure von dem filtrierten Extrakte tetanisierter Muskeln gar nicht oder höchstens schwach weiſsgelb, von demjenigen unthätig gewesener Muskeln, unabhängig von ihrer gröſseren Alkaleszenz durch Bildung von Oxydationsprodukten, bräunlich gefärbt wird, ein Zeichen von der Sauerstoffarmut jenes und der lockeren Bindung aufgespeicherten Sauerstoffes in diesem.

Hiermit sind aber auch die wesentlichen chemischen Unterscheidungsmerkmale des ruhenden und des thätigen Muskels erschöpft und zugleich die Stellung, welche die stickstofffreien Muskelbestandteile zueinander einnehmen, bezeichnet. Wie ungenügend die vorstehend mitgeteilten Thatsachen sind, um eine chemische Hypothese der Muskelfunktion aufstellen zu können, ergibt sich am deutlichsten aus dem schon früher betonten Umstande, daſs alle, mit Ausnahme vielleicht des von HELMHOLTZ aufgedeckten Verhältnisses, auch bei der chemischen Kennzeichnung der Muskelstarre, eines dem physiologischen Zustande der Verkürzung keineswegs entsprechenden Absterbephänomens, Verwertung finden. Eine befriedigende Lösung der uns hier beschäftigenden Probleme: wodurch erlangt die Muskelfaser ihre Kontraktionsfähigkeit, was geht in der Muskelfaser während ihrer Thätigkeit vor? erhalten wir nicht. Die letzte Gruppe von Muskelbestandteilen, deren wir zu gedenken haben, umfaſst die Mineralbestandteile des Muskelsaftes und jene der eigentlichen Muskelfunktion ferner liegenden Substanzen, welche in den Kernen und dem Sarkolem abgelagert sind. Von dem Sarkolem lassen die mikrochemischen Reaktionen, seine Unlöslichkeit in Essigsäure, Alkalien und kochendem Wasser vermuten, daſs es aus einem ähnlichen Stoffe, wie das elastische Gewebe, gebildet sei; von den Kernen darf vorausgesetzt werden, daſs sie Nukleïn enhalten. Im embryonalen

[1] LUDWIG u. SCZELKOW, a. a. O.
[2] LUDWIG u. A. SCHMIDT, a. a. O.
[3] GRUETZNER, PFLUEGERS *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 254.

Muskel sind nach BERNARD und KÜHNE die Kerne in eine körnige Masse eingebettet, welche sich mit Jod intensiv rotviolett färbt und daher mit der glykogenen Materie der Leber identifiziert wird. Was die Mineralbestandteile des Muskelsaftes anbetrifft, so geht aus ihrer Untersuchung hervor, dafs der Muskelsaft nichts weniger als einfach durch die Blutkapillaren filtriertes Serum ist. Die Mineralbestandteile des Muskels sind zwar dieselben, die auch im Blute vorkommen, zeigen aber in betreff ihrer relativen Mengen direkt entgegengesetzte Verhältnisse, als wie für das Blut festgestellt sind. Es bestehen zwischen Muskelsaft und Blut in dieser Beziehung ganz analoge Gegensätze, wie zwischen Zellen und Plasma des Blutes. Während in letzterem die Natronverbindungen den Kaliverbindungen, die Chlorsalze den Phosphaten, der phosphorsaure Kalk der phosphorsauren Talkerde an Quantität überlegen sind, finden wir im Muskelsaft das umgekehrte Verhältnis. Es ist bereits oben beim Blute angedeutet worden, dafs wir diese Gegensätze in der Proportion von Mineralbestandteilen, denen wir wiederholt im Organismus begegnen, bis jetzt nicht exakt nach allen Seiten hin erklären können, weder ihre physikalisch-chemischen Ursachen, noch ihre etwaige Bedeutung.

Die Parenchymflüssigkeit der glatten Muskeln ist im allgemeinen dem Saft der animalischen, quergestreiften Muskeln ähnlich beschaffen. Sie reagiert nach LEHMANNS Angabe sauer, wenn auch schwächer als letztere; DU BOIS-REYMOND dagegen fand die Reaktion der glatten Muskeln konstant alkalisch und sah dieselben auch zu keiner Zeit nach dem Tode saure Reaktion annehmen. Dafs vielleicht in ihnen wie in den quergestreiften Muskeln durch angestrengte Thätigkeit Säure gebildet wird, dafür spricht eine Beobachtung von G. SIEGMUND, welcher die Reaktion des Uterus einer nach einer Frühgeburt gestorbenen Frau sauer fand, und aus dem Extrakt desselben neben Ameisensäure und Essigsäure auch Milchsäure dargestellt hat. Die Parenchymflüssigkeit der glatten Muskeln enthält nach LEHMANN Kasein in gröfseren, Kreatin dagegen in weit geringeren Mengen, als der Saft der quergestreiften Muskelfasern; die Mineralbestandteile zeichnen sich ebenfalls durch Überwiegen der Kalisalze und Phosphate über die Natronsalze und Chlorverbindungen aus.

VOM ELEKTRISCHEN VERHALTEN DER MUSKELN.

§ 77.

Die elektrischen Eigenschaften des quergestreiften Muskels haben eine ebenso grofse physiologische Bedeutung, wie diejenigen des Nerven, und äufsern sich auch nach DU BOIS-REYMONDS [1] Unter-

[1] E. DU BOIS-REYMOND, *Unters. üb. thierische Elektricität.* Berlin 1848—60. Bd. I. u. II. Abth. 1. u. 2. 1. Hälfte.

suchungen in fast gleicher Weise. Wie beim Nerven unterscheidet man am Muskel Längsschnitt, Querschnitt und Äquator. Denken wir uns einen langen Muskel von einfach cylindrischer Form, so bezeichnet man die Oberfläche des Cylinders, an welcher die äufseren Scheiden einer Summe einzelner Fasern zu Tage liegen, als den natürlichen Längsschnitt; führen wir der Richtung der Fasern parallel einen Schnitt, so erhalten wir in der Schnittfläche, welche von den Oberflächen andrer innerer Fasern gebildet wird, einen künstlichen Längsschnitt. An die natürlichen Enden der Fasern sind Sehnenbündel angeheftet, welche bei der gewöhnlichen Form der Muskeln die geradlinige Fortsetzung der Muskelfasern bilden; die Summe dieser natürlichen Enden, also die Basis des Muskelcylinders, welche von den Grundflächen aller einzelnen Fasern gebildet wird, nennt man den natürlichen Querschnitt. Da nun die Sehnenfasern elektromotorisch unwirksam sind, aber leitende Überzüge der Muskelfaserenden darstellen, so bildet die Sehne selbst den natürlichen Querschnitt. Die Oberfläche, welche jeder senkrecht auf die Faserrichtung geführte Durchschnitt des Muskels bildet, nennt man den künstlichen Querschnitt. Der Äquator hat dieselbe Bedeutung wie beim Nerven.

Um das elektrische Verhalten des ruhenden Muskels zu ermitteln, bedient man sich eben jener Apparate, deren man zum Nachweis des Nervenstromes bedarf (s. Bd. I. p. 534 ff.). Ebenso wie den Nerven bringen wir auch den Muskel auf die mit unpolarisierbaren Elektroden versehenen Enden eines NOBILIschen oder eines Spiegelgalvanometers und bestimmen die dabei eintretenden Ablenkungen der Magnetnadel nach Gröfse und Richtung. Genau in derselben Weise, wie beim Nerven finden wir, dafs sich auch beim Muskel der innere Kern (Querschnitt) negativ elektrisch zur äufseren Peripherie (Längsschnitt) verhält, und dafs der Ausgleich dieser entgegengesetzten elektrischen Spannungen zur Entwickelung eines elektrischen Stromes, des Muskelstromes, führt, dessen Schliefsung zunächst im Muskelparenchyme selbst erfolgt, und von welchem daher auch nur ein Bruchteil in den ableitenden Multiplikatorkreis gelangt. In weiterer Übereinstimmung mit den am Nerven festgestellten Thatsachen erreicht dieser Partialstrom bei parallelfaserigen, regelmäfsig gebauten Muskeln (Sartorius des Frosches) seine höchste Stärke, wenn das eine Multiplikatorende mit dem Äquator des natürlichen oder künstlichen Längsschnitts, das andre mit einem Punkte des künstlichen Querschnitts in Berührung steht, zeigt eine geringere Intensität, wenn die Multiplikatorenden bei gleichbleibendem gegenseitigem Abstand zwei unsymmetrisch zum Äquator gelegene Punkte des Längsschnitts zum Kreise verbinden, und sinkt bis auf Null herab, wenn die beiden abgeleiteten Punkte des Längsschnitts gleiche Entfernung vom Äquator, also eine symmetrische Lage haben. In völligem Einklange mit dem Gesetze des Nerven-

stromes steht endlich, daſs die Magnetnadel des Galvanometers auch bei Ableitung beider künstlicher Querschnitte des Muskels in Ruhe verharrt und somit die elektrische Gleichartigkeit derselben beweist. Neu, obschon nicht unvereinbar mit den elektromotorischen Erscheinungen des Nerven, ist dagegen, daſs auch asymmetrisch zum Zentrum gelegene Punkte jedes einzelnen Muskelquerschnitts elektromotorischer Wirkungen fähig sind. Um dieselben nachzuweisen, stellt man an einem dickeren Muskel (Gastrocnemius des Frosches) oder an einem gröſseren Muskelkomplex, wie ihn z. B. die gesamte Oberschenkelmuskulatur des Frosches darbietet, einen künstlichen Querschnitt her und verbindet den geometrischen Mittelpunkt desselben durch den Drahtkreis eines empfindlichen Galvanometers mit einem andren dem Rande des Querschnitts näheren Punkte. Regelmäſsig ergieſst sich dann durch den Multiplikatordraht ein schwacher Strom, welcher vom peripheren zum zentralen Ableitungspunkte verläuft; es zeigt sich hingegen kein Strom, wenn zwei zum Mittelpunkt symmetrische Querschnittspunkte abgeleitet werden; jeder dem Rande des Querschnitts nähere Punkt verhält sich also positiv elektrisch gegen jeden dem Zentrum näher gelegenen. Der Grund, warum die schwachen Ströme des Querschnitts am Froschnerven nicht wahrnehmbar sind, ist einerseits darin zu suchen, daſs der Gesamtstrom, dessen Abkömmlinge sie sind, im Nerven eine erheblich schwächere Intensität als im Muskel besitzt, anderseits aber auch darin, daſs der Querschnitt des Froschischiadicus allzu klein ist, um eine isolierte Ableitung verschiedener Punkte desselben zu gestatten.

Ganz abweichende Ergebnisse liefert die galvanometrische Prüfung, wenn man anstatt parallelfaseriger, regelmäſsig gebauter Muskeln, wie den Froschsartorius, solche mit unregelmäſsiger Faseranordnung untersucht. Zwar läſst sich auch bei ihnen der elektrische Gegensatz zwischen Inhalt und Umfang nicht verkennen, allein nach stromlosen Anordnungen sucht man bei ihnen oft vergebens. Nicht nur mangeln solche bezüglich des Längsschnitts, auch nach Auflegung selbst der natürlichen Querschnitte machen sich mehr oder minder starke mit dem Gesetze des Muskelstromes scheinbar ganz unverträgliche, elektromotorische Wirkungen bemerkbar. Ganz besonders auffällig zeigt dieses Verhalten der Wadenmuskel[1] des Frosches, von dessen oberer positiv elektrischer Sehne stets ein Strom durch den Multiplikatorkreis zur unteren negativ elektrischen ausgeht, dessen Masse also konstant von einem aufsteigenden elektrischen Strome durchsetzt wird. Es würde uns zu weit führen, eine umständliche Erklärung dieser in der That nur scheinbaren Abweichungen vom Gesetze des Muskelstromes zu geben. Jedoch läſst sich auch ohne tieferes Eindringen in das Detail der Erscheinungen begreifen, daſs jenes Gesetz nur dann in vollem Umfange zur Geltung kommen kann, wenn der Querschnitt des untersuchten Muskels faktisch nichts als die Summe aller Faserenden präsentiert, der Längsschnitt nur von den Mantelflächen parallel verlaufender Fasern eingenommen wird. Stellen sich dort aber Mantelflächen längs- oder schrägverlaufender Fasern ein, heften sich hier auch Enden von Muskelbündeln an, so ist der anatomische sowohl als auch der aufs engste mit ihm verknüpfte physikalische Gegensatz von Muskelquer- und Muskellängsschnitt verwischt und

[1] Vgl. E. DU BOIS-REYMOND, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 521 u. 649.

allein von der gröfseren oder geringeren Ungleichmäfsigkeit der Faserverteilung abhängig, ob der elektrische Äquator gänzlich beseitigt, wie beim Frochgastrocnemius, oder nur nach dieser oder jener Richtung verschoben wird, wie bei andern Muskeln.

Der ruhende Muskelstrom kann aufser durch das Galvanometer oder die andern früher (Bd. I. p. 534 fg.) erwähnten physikalischen Hilfsmittel auch durch den Muskel selbst nachgewiesen werden, sofern man für eine möglichst gute Ableitung von Längs- und Querschnitt Sorge trägt. Die beste Methode[1] ist die folgende: man präpariert den parallelfaserigen Sartorius des Frosches seiner ganzen Länge nach aus, befestigt ihn durch Einklemmen des Beckenknochens, von welchem er entspringt, und schneidet den vertikal herabhängenden isolierten Muskel oberhalb seines unteren Sehnenendes mit einer scharfen Schere der Quere nach durch. Nunmehr schiebt man unter den freischwebenden künstlichen Querschnitt ein mit 0,6 % Kochsalzlösung gefülltes Gläschen und senkt den verschiebbar aufgehängten Muskel vorsichtig auf die Oberfläche der Lösung herab. Im Augenblicke der Berührung erfolgt jedesmal eine deutliche Zuckung, der Muskel schnellt empor, fällt wieder zurück, um sich aufs neue zu verkürzen, sobald sein Querschnitt die Lösung berührt. Die Ursache der Zuckungen ist nachweislich der Eigenstrom des Muskels, welcher in der Kochsalzlösung eine gute Schliefsung findet, wenn Querschnitt und eine schmale Zone des Längsschnitts in jene eingetaucht werden. Die Zuckungen bleiben daher dem allgemeinen Erregungsgesetz von Nerv und Muskel gemäfs aus, wenn man statt einer momentanen Stromschliefsung eine dauernde eintreten läfst, z. B. wenn man den Muskelquerschnitt so tief in die Kochsalzlösung versenkt, dafs die erste Zuckung ihn nicht aus derselben herauszuheben vermag.

Die elektrische Differenz zwischen Quer- und Längsschnitt, deren Vorhandensein den Muskelstrom bedingt, findet sich bei allen Muskeln aller Tierklassen ausgesprochen und ist von Du Bois-Reymond nicht allein für die Muskeln verschiedener Repräsentanten sämtlicher vier Wirbeltierklassen, nicht allein für die Muskeln verschiedener wirbelloser Tiere (Flufskrebs, Weinbergschnecke, Regenwurm), sondern auch für den menschlichen Muskel nachgewiesen worden.

Querschnitt und Längsschnitt des *tibialis anticus* eines amputierten Schenkels auf die Bäusche gelegt, schickten einen so intensiven Strom in der gesetzmäfsigen Richtung von Längsschnitt zu Querschnitt durch den Multiplikatordraht, dafs die Nadel anfangs mit Gewalt an die Hemmung geworfen wurde und noch anderthalb Stunden nach der Amputation der stromprüfende Froschschenkel durch Zuckungen diesen Strom zur Erscheinung brachte.

Der elektromotorisch wirksame Teil im Muskel ist das Primitivbündel, wie Du Bois-Reymond nach Isolierung eines solchen durch den direkten Versuch bewiesen hat, und zwar der kontraktile Inhalt desselben allein. Dafs nicht der Kontakt der quergestreiften Inhaltsmasse mit dem Sarkolem den Muskelstrom verursacht, ist darum zweifellos, weil sich das elektrische Verhalten der sarkolemfreien Muskelbündel im Froschherzen in keiner Hinsicht von demjenigen der sarkolemführenden Stammesmuskulatur unterscheidet. Welche Vorrichtungen den kontraktilen Inhalt des Primitivbündels zum Elektromotor machen, ist Gegenstand der Hypothese.

[1] E. Hering, *Wiener Sitzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXIX. p. 7.

Wie beim Nerven, so bestehen auch beim Muskel dieselben drei differenten Anschauungen, welche wir bei der physikalischen Deutung des Nervenstromes bereits kennen gelernt haben, und wie dort, so herrschen auch hier verschiedene Ansichten, ob die Muskelelektrizität eine wesentliche Bedingung der physiologischen Funktion oder nur eine relativ gleichgültige Begleiterscheinung des chemischen Ernährungsprozesses bilde. Die Molekulartheorie sucht die Quelle der elektrischen Wirkungen auch beim Muskel in elektromotorisch wirksamen Molekülen von der Form des früher (Bd. I. p. 544) beschriebenen peripolaren Moleküls oder seiner Spaltprodukte, der am gleichen Orte erwähnten dipolaren Molekülgruppe, welche in unmeſsbarer Anzahl die kontraktile Substanz erfüllen sollen; die Theorie des cylindrischen Schemas (GRUENHAGEN) dagegen verlegt den Sitz der elektromotorischen Kraft an die Berührungsstelle der Ernährungsflüssigkeit, beziehungsweise des Sarkoplasmas (s. o. p. 12) mit den von beiden umschlossenen Primitivfibrillen, und die Alterationshypothese HERMANNS spricht dem unversehrten Muskel überhaupt jedes elektrische Vermögen ab, betrachtet das nachgewiesene als ein Kunstprodukt, hervorgerufen durch lokale Beschaffenheitsänderungen der Muskelsubstanz infolge mechanischer, chemischer oder anderweitiger Einwirkungen, wobei die ihrer normalen Struktur verlustig gegangene Partie negativ elektrische Spannung gegen die benachbarte normal gebliebene annehmen soll. Es ist hier nicht der Ort diese verschiedenen Theorien einer erneuten Kritik zu unterziehen. Wir verweisen dieserhalb auf unsre frühere Besprechung (Bd. I. § 59). Auf eine mit der HERMANNschen Alterationshypothese unvereinbare Thatsache werden wir bei einer späteren Gelegenheit (vgl. § 77) aufmerksam machen.

Der Muskelstrom gehört, wie der Nervenstrom, nur dem leistungsfähigen, lebenden Muskel an und besitzt bei möglichst günstiger Ableitung des Muskels eine elektromotorische Kraft von 0,05—0,08 D.[1] Da die elektromotorische Kraft des Nervenstromes viel geringer ist (s. Bd. I. p. 539), so folgt hieraus beiläufig, daſs der Muskel sein elektrisches Vermögen nicht durch die ihn versorgenden Nerven erhält.

Lange vor der exakten Erforschung seines Gesetzes kannte man und stritt man über den am lebenden unversehrten Körper des Frosches durch den Multiplikator wahrzunehmenden Strom, den Froschstrom; MATTEUCCI gebührt das Verdienst, das Irrige älterer Theorien, welche seine Entstehung von Ungleichartigkeiten verschiedener tierischer Gewebe, insbesondere des Muskel- und Nervengewebes (Muskel negativ, Nerv positiv, NOBILI) herleiteten, erwiesen zu haben; DU BOIS-REYMOND hat den Froschstrom zuerst mit physikalischer Schärfe auf einen allgemeinen Muskelstrom zurückgeführt, ihn als das komplizierte Resultat der von den verschiedenen Muskeln des Körpers durch die leitenden tierischen Gewebe abgezweigten Ströme nachgewiesen.

[1] E. DU BOIS-REYMOND, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1867. p. 417.

Die Stromentwickelung erlischt nicht gleichzeitig mit dem Tode des Tieres oder der Trennung des Muskels vom Körper, nimmt aber in beiden Fällen allmählich ab und verschwindet früher oder später gänzlich. Nicht selten tritt, wie beim Nerven, vor dem gänzlichen Erlöschen eine Umkehr der Stromrichtung ein. Was das Gesetz der allmählichen Abnahme betrifft, so schliefst Du Bois-Reymond aus Versuchen, dafs die Stromentwickelung um so rascher nach dem Tode sinkt, je gröfser die ursprüngliche Kraft des Muskels war. Die Fortdauer der elektromotorischen Wirksamkeit bei den Muskeln verschiedener Tiere ist sehr verschieden; wir treffen entsprechende Verhältnisse wie beim Nerven. Gleichzeitig mit dem Strome nimmt die physiologische Leistungsfähigkeit, die Fähigkeit des Muskels auf Reizung seines Nerven seine Gestalt zu verändern, sich zu verkürzen, ab; beide erlöschen zu gleicher Zeit, und zwar bezeichnet der Eintritt einer bestimmten eigentümlichen Erscheinung am Muskel das Ende seiner Leistungsfähigkeit und seiner Stromentwickelung. Diese Erscheinung, welche beiden die natürliche Grenze nach dem Tode setzt, ist die sogenannte Totenstarre des Muskels, von deren Wesen und Bedingungen wir unten handeln werden. Hier sei nur noch so viel von derselben gesagt, dafs man sie im lebenden Tiere durch Abschneidung der Blutzufuhr zu den Muskeln oder durch Erwärmung der Muskeln über 40° C. willkürlich herbeiführen, jederzeit aber auch nach einer allerdings von Kühne bestrittenen Angabe Brown-Séquards[1] und Stannius' wieder aufheben kann, wenn man im ersteren Falle dem Blutstrome von neuem Zugang gewährt, im zweiten Falle das geronnene Myosin zuvor mittels 10 % Kochsalzlösung verflüssigt (Preyer).[2] Auch ausgeschnittene Muskeln können, wenn nicht allzu lange Zeit nach ihrem Absterben verflossen ist, durch Zuleitung eines künstlichen Stromes defibrinierten Blutes der Totenstarre entrissen werden (Brown-Séquard). Unter allen diesen Umständen kehrt mit dem Schwinden der letzteren auch der Muskelstrom wieder, zum Zeichen, dafs die Existenz desselben ebenso wie die normale Konstitution der kontraktilen Masse an den Fortbestand des normalen Stoffwechels geknüpft ist.

Nach Versuchen von Matteucci und Du Bois-Reymond ist die Todesart des Tieres für die Fortdauer des Muskelstromes nicht gleichgültig. Am auffallendsten ist das schnelle Erlöschen desselben nach Strychninvergiftung, nach welcher Brucke die Totenstarre achtmal früher als nach andern Todesarten eintreten sah. Durch Verblutung und Erstickung getötete Frösche zeigen nach Matteuccis Versuchen ebenfalls weit schwächere Muskelströme.

Der zwischen natürlichem Längsschnitt und natürlichem Querschnitt unversehrter, frischer Muskeln nachweisbare Strom ist in der

[1] Brown-Séquard, *Cpt. rend.* 1851. T. XXXII. p. 885 u. 897; *Journ. de la Physiol.* 1858. T. I. p. 666. — Stannius, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1852. XI. p. 1. — Kühne, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 564 und 748.
[2] Preyer, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 769.

Regel sehr schwach. Bisweilen kann er sogar gänzlich fehlen, ja es kommt selbst vor, daſs sich der natürliche Querschnitt positiv gegen den natürlichen Längsschnitt verhält und der in den Multiplikatordraht übergehende Strom also in umgekehrter Richtung, wie normal verläuft. Stets aber läſst sich der Muskelstrom in normaler Richtung und Stärke wieder hervorrufen, wenn man den natürlichen Querschnitt (z. B. die Ausbreitung der Achillessehne am Gastrocnemius) sei es durch Messerschnitt in einen künstlichen verwandelt, sei es mit ätzenden Flüssigkeiten benetzt, mögen dieselben nun elektrisches Leitungsvermögen besitzen, wie Kochsalzlösung, Salpetersäure, Kalilauge, oder nicht, wie Kreosot, sei es mit heiſsem Wasser verbrüht oder endlich mit stark erhitzten Spateln versengt. Die Erklärung dieser von Du Bois-Reymond entdeckten Thatsachen fällt je nach der hypothetischen Vorstellung, welche man sich über den Ursprung der elektrischen Gegensätze in Nerv und Muskel gemacht hat, verschieden aus. Nach der Molekularhypothese entsteht der ruhende Muskelstrom ebenso wie der ruhende Nervenstrom aus einer Anzahl schwacher Differenzströme, welche von Längsreihen dipolarer Moleküle in peripolarer Anordnung erzeugt werden; jede Reihe endigt am Querschnitt mit einem negativen Pol. Denken wir uns nun an das Ende jeder solchen Reihe, wie sie die Fig. 46 Bd. I. p. 545 darstellt, noch ein halbes System, d. h. nur ein dipolares Molekül, welches daher den positiven Pol ins freie kehrt, hinzugefügt, so muſs sich selbstverständlich ein solcher Querschnitt positiv gegen den neutralen Längsschnitt verhalten; es muſs im angelegten Bogen ein Strom von ersteren zum letzterem gehen. Die Umkehr des Stromes erklärt sich also durch die Annahme einer solchen am Querschnitt vorhandenen Schicht einfacher dipolarer Moleküle. Denken wir uns nur die Hälfte der Reihen am Querschnitt mit solchen überzähligen dipolaren Molekülen versehen, so wird sich der Querschnitt neutral gegen den Längsschnitt verhalten; ist endlich weniger als die Hälfte des Querschnitts damit versehen, so wird ein schwacher Strom im Sinne des Gesetzes, d. h. vom Längsschnitt durch den Multiplikatordraht zu dem Querschnitt wahrnehmbar werden. Jede chemische oder thermische Anätzung des Querschnittes oder mechanische Entfernung der oberflächlichen Muskellage zerstört oder entfernt diese Schicht dipolarer Moleküle und legt die negativen Pole der peripolaren Systeme frei. Ihres die Entwickelung des normalen Muskelstromes hemmenden Einflusses wegen wird sie von Du Bois-Reymond die parelektronomische Schicht genannt.

Einen andren, ebenfalls zum Ziele führenden Weg, das abweichende elektrische Verhalten des frischen unversehrten Muskels begreiflich zu machen, gibt das Cylinderschema, der solide mit einem Zinkmantel versehene und in einen feuchten Leiter versenkte Kupfercylinder, an die Hand (s. Bd. I. p. 542). Wir wissen, daſs die elektromotorische Wirksamkeit desselben sofort erlischt, wenn man auch

die kupfernen Querflächen des negativ elektrischen Kerns mit Zink überzieht. Unter der Voraussetzung, daſs im Muskel der kupferne Kern des Cylinderschemas durch die Primitivfibrille, der Zinkmantel durch die Ernährungsflüssigkeit repräsentiert wird, muſs folglich auch der Muskelstrom schwinden, sobald der negativ elektrische Kern von der positiv elektrischen Hülle allseitig umschlossen wird. Sind hingegen die Enden einer kleineren oder gröſseren Zahl von Primitivfibrillen von umspülender Flüssigkeit entblöſst oder erleidet an dieser exponierten Stelle der Ernährungsprozeſs auch nur eine Störung, so wird ein schwächerer oder stärkerer Strom von gesetzmäſsiger Richtung diesen Defekt anzeigen. Findet die Entblöſsung der Primitivfibrillen zufällig an einem der beiden Muskelquerschnitte in überwiegendem Maſse statt, an dem zweiten gar nicht oder nur in sehr unbedeutendem Grade, so wird die Richtung des abgeleiteten Muskelstromes nur für jenen dem Nerven entsprechen, für diesen aber ein entgegengesetzes Zeichen annehmen müssen, weil die einsinnige Wirksamkeit des ersten Querschnitts gerade wie ein stark unregelmäſsiger Bau der Muskeln (s. o. p. 28) den Bestand eines elektrischen Äquators unmöglich macht. Endlich werden sich beide natürliche Querschnitte dem Längsschnitt gegenüber positiv elektrisch verhalten, wenn auf letzterem irgendwo das negative Innere freigelegt ist, ein Zustand, welchen man jederzeit künstlich dadurch herstellen kann, daſs man den Längsschnitt, sei es mechanisch durch einen Schnitt oder chemisch mittels Anätzung, verletzt.

Nach der Alterationshypothese Hermanns endlich erklärt sich die Stromlosigkeit resp. Stromschwäche unverletzter Muskeln aus der ganz oder fast vollkommenen Gleichartigkeit ihrer inneren Zusammensetzung, anders ausgedrückt aus dem Mangel chemisch alterierter Partien, welche durch ihren Kontakt mit andern nicht alterierten elektrische Spannungen zu entwickeln vermöchten, und erst infolge des örtlichen Absterbens sei es nach mechanichen, thermischen oder chemischen Eingriffen künstlich erzeugt werden.

Die Bemühungen Du Bois-Reymonds, auch im lebenden unversehrten Menschen den Strom der ruhenden Muskeln abzuleiten, sind vergeblich geblieben. Während es beim Frosche nach vorheriger Beseitigung der Strömungen, welche die elektrischen Kräfte der Haut in den Versuch einführen, verhältnismäſsig leicht gelingt, in dem nicht enthäuteten Schenkel einen schwachen aufsteigenden Strom nachzuweisen, ergab sich beim Menschen für alle Ströme, welche nach Anlegung eines Multiplikatorbogens an verschiedene Hautpunkte erhalten werden konnten, daſs sie mit dem Muskelstrome nichts zu thun hatten, sondern durch die Haut selbst produziert würden. Hieraus darf jedoch nicht etwa geschlossen werden, daſs menschlichen Muskeln überhaupt kein elektromotorisches Vermögen innewohne; dagegen spricht entschieden der kräftige Strom, welchen die Muskeln amputierter Gliedmaſsen liefern. Wahrscheinlicher ist, daſs entweder die

Anordnung der menschlichen Muskulatur eine solche Stromresultante, wie beim Frosch, nicht zustande kommen läfst, oder es könnte hier der stromlose Zustand unversehrter Muskeln, wie wir ihn auch an Froschmuskeln kennen gelernt haben, in besonders hohem Grade und zwar regelmäfsig vorhanden sein, oder endlich es könnte die Cutis dem Muskelstrom eine so gute Nebenschliefsung bieten, dafs derselbe in ihr eine vollkommene Ausgleichung fände und daher in keinem merklichen Betrage nach aufsen gelangte. Die unter verschiedenen Bedingungen von der Haut erhaltenen Ströme, deren Gesetze und physikalische Erklärung ausführlich zu beleuchten, gehört nicht hierher.

Aufser den bereits genannten Momenten bestimmen auch die Dimensionsverhältnisse des Muskels die Stärke seines Stromes, und zwar wächst dieselbe nach Du Bois-Reymonds Untersuchungen sowohl mit seiner Länge als auch mit seiner Dicke. Um sichere Aufschlüsse über den Einflufs der Länge zu erhalten, bediente sich Du Bois-Reymond der Methode der Kompensation, d. h. er schaltete gleichzeitig zwei verschieden lange Stücke von den gleichnamigen Muskeln der beiden Schenkel des Frosches, von gleichem Querschnitt, in entgegengesetztem Sinne in den Multiplikatorkreis ein. Die Wirkungen der beiden in entgegengesetzter Richtung den Draht durchlaufenden Ströme auf die Nadel heben sich auf, wenn sie gleich stark sind; übertrifft der eine den andren an Intensität, so lenkt er der Differenz entsprechend die Nadel in seinem Sinne ab. Der Ausschlag ist stets auf seiten des längeren Muskels.

Einen sehr bedeutenden Einflufs auf den Muskel hat ferner die Temperatur. In bezug auf die niederen Grade derselben wissen wir, dafs das elektromotorische Vermögen der noch im lebenden Körper befindlichen Muskeln, sowie auch dasjenige ausgeschnittener Muskeln durch anhaltende Abkühlung auf 0° erheblich verringert werden kann. Was die höheren Temperaturgrade anbetrifft, so vernichtet warmes Wasser von 50° C. in sehr kurzer Zeit Strom und Leistungsfähigkeit des Muskels, weniger rasch Luft von derselben Temperatur; dafs diese Wirkung mittelbar durch die Gerinnung gewisser Eiweifskörper des Muskels herbeigeführt wird, wie Du Bois-Reymond meint, wird durch die bereits besprochenen Beobachtungen Kühnes zur Gewifsheit erhoben. Von vornherein war mit Bestimmtheit vorauszusagen, dafs alle Stoffe, welche die chemische Zusammensetzung des Muskels alterieren, Leistungsfähigkeit und Strom, welche ja lediglich durch eine bestimmte chemische Konstitution bedingt sind, vernichten müssen. Die Versuche bestätigen diese Voraussetzung vollkommen, wenn auch das Wie der Wirkungsweise nicht immer bestimmt anzugeben ist. Endlich erwähnen wir noch, dafs elektrische Schläge, anhaltend durch den Muskel geschickt, sehr bald die Kontraktionsfähigkeit und mit ihr die Stromentwickelung aufheben.

Die nächste wichtige Frage, welche wir zu erörtern haben, ob der Muskel dieselben Veränderungen seiner elektromotorischen Wirksamkeit zeigt, welche wir beim Nerven unter gewissen Umständen als Elektrotonus und negative Stromesschwankung auftreten sahen, ist in bezug auf den ersteren sehr kurz zu beantworten: die Muskeln zeigen keine Spur von Elektrotonus.

Du Bois-Reymond erklärt diesen auffälligen Umstand, welcher den in allen übrigen Punkten zwischen Nerven- und Muskelelektrizität bestehenden Einklang auf so jähe Art stört, durch die Annahme, dafs den elektrischen Muskelmolekülen im Gegensatz zu denjenigen der Nerven die Fähigkeit abgeht, ihre Lageveränderung in der polarisierten, vom Strome durchflossenen Strecke auf die extrapolare fortzupflanzen. Dagegen bezieht die Bd. I. p. 556 besprochene Stromschleifentheorie des Elektrotonus den Mangel aller elektrotonischen Erscheinungen beim Muskel darauf, dafs derselbe einen elektrischen Leiter von homogener Beschaffenheit darstellt, nicht aber, wie der Nerv, aus Leitern verschiedener Qualität und eigenartiger Anordnung zusammengesetzt ist.

Ein an Thatsachen weit reichhaltigeres Gebiet hat die Untersuchung des zweiten Teils der von uns aufgeworfenen Frage erschlossen. Auch hier verdanken wir den Arbeiten Du Bois-Reymonds die Kenntnis der leitenden Gesichtspunkte, vor allem den Nachweis, dafs dieselbe Veränderung, welche wir beim Nerven als negative Stromesschwankung kennen gelernt haben, beim Muskel in gleicher äufserer Form zur Erscheinung kommt.

Um die negative Schwankung des Muskelstromes zu beobachten, bringt man einen Muskel mit Querschnitt und Längsschnitt oder mit zwei asymmetrischen Punkten des Längsschnitts im ruhenden Zustande auf die Endbäusche der Galvanometervorrichtung und wartet ab, bis die Magnetnadel ihre neue Ruhestellung eingenommen hat. Wird der Muskel alsdann von seinem Nerven aus durch unterbrochene Ströme von konstanter oder besser von alternierender Richtung in tetanische Zusammenziehung versetzt, so schwingt die Nadel augenblicklich nach dem Nullpunkt zurück, ohne denselben jedoch jemals zu erreichen. Dieser Rückschwung bleibt aus, wenn der Nerv zwischen Erregungsstelle und Muskel unterbunden oder durchschnitten wird, ist gänzlich unabhängig von der zwischen beiden liegenden Distanz, verkleinert sich, wenn die Kontraktion infolge der Ermüdung von Muskel und Nerv geringer ausfällt, und findet endlich auch statt, wenn man den Muskelnerven auf irgend eine andre Art, z. B. durch chemische Reizmittel, tetanisiert. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, dafs er durch den thätigen Muskel selbst hervorgebracht wird und nicht etwa auf einem Hereinbrechen des ursprünglich gewählten Reizmittels, des elektrischen Stromes, in den Multiplikatorkreis beruht.

Zu untersuchen bleibt die Natur des ihm zu Grunde liegenden elektrischen Vorgangs. Namentlich ist, wie früher in betreff der negativen Schwankung des Nervenstromes, so auch jetzt für diejenige des Muskelstromes, festzustellen, ob dieselbe durch eine während des Tetanus stattfindende gleichmäfsige Abnahme der ursprünglich

vorhandenen elektromotorischen Kraft bedingt ist, oder dadurch, daſs der Muskelstrom in schnell aufeinanderfolgenden Intervallen kurz dauernde, sei es Dichtigkeits-, sei es Richtungsänderungen erfährt. Denn wie sehr sich auch die gedachten Möglichkeiten ihrem Wesen nach voneinander unterscheiden, die Ablenkung der Galvanometernadel im dauernd geschlossenen Stromkreise des ruhenden Muskels könnten sie doch alle nur in gleichem Sinne auf die vorhin geschilderte Art beeinflussen. Um dieser Ungewiſsheit ein Ende zu machen, stehen uns mehrere Mittel zu Gebote, das physiologische Rheoskop, der stromprüfende Froschschenkel, das von J. Bernstein konstruierte Differentialrheotom (s. Bd. I. p. 570), das Telephon[1] und das Kapillarelektrometer[2] (s. Bd. I. p. 535).

Die wichtige Erscheinung, durch welche uns das physiologische Rheoskop von dem Vorhandensein diskontinuierlicher elektrischer Ströme im tetanisierten Muskel Kunde gibt, ist die von Matteucci[3] entdeckte, aber erst durch Du Bois-Reymond[4] richtig gedeutete sekundäre Zuckung (vom Muskel aus). Dieselbe wurde von uns schon bei einer andren Gelegenheit (s. Bd. I. p. 601) beiläufig besprochen. Hier, wo es sich um ein genaueres Eindringen in das Wesen der sekundären Zuckung handelt, empfiehlt es sich sogleich diejenige Versuchsform mitzuteilen, welche am meisten geeignet ist, den zwischen jener Zuckung und der negativen Schwankung des Muskelstromes bestehenden Zusammenhang zu erläutern. Zu diesem Zwecke legt man auf die Bäusche oder Platten der Multiplikatorvorrichtung einen Muskel *A* in wirksamer Anordnung und den Nerven des stromprüfenden Froschschenkels *B* nebeneinander auf. Versetzt man alsdann den Muskel *A* durch Reizung des zugehörigen Nerven mittels intermittierender Induktionsströme in Tetanus, so gerät, während die Nadel ihre stetige rückgängige Bewegung ausführt, auch der stromprüfende Froschschenkel in Tetanus; unterbricht man die Erregung des Muskels *A*, so daſs derselbe erschlafft, so tritt auch im Muskel des zweiten Präparats *B* Ruhe ein. Diese tetanisierende Einwirkung des primär gereizten Muskels auf den benachbarten Nerven kann der ganzen Anlage des Versuchs nach nur durch Vorgänge elektrischer Natur, und zwar nach dem allgemeinen Grundgesetz elektrischer Nervenreizung nur durch schnell aufeinanderfolgende elektrische Dichtigkeitsschwankungen bedingt sein. Die einzige elektrische Veränderung, welche der tetanisierte Muskel zeigt, ist aber die negative Schwankung seines Stromes. Hätte dieselbe ihren Grund in einer konstanten Abnahme des letzteren, so müſste der stromprüfende Froschschenkel im obigen Versuche während des Tetanus in Ruhe

---

[1] Bernstein u. Schönlein, *Stzber. der naturforsch. Ges. zu Halle.* 1881. — Frey, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 43 (55). — Wedenskii, ebenda p. 313. — Martius, ebenda p. 542.

[2] Lovén, *Nord. med. Ark.* 1881. Bd. XIII. Nr. 14. — Frey, Martius, a. a. O.

[3] Matteucci, *Philosophical Transactions.* 1845. Part. II. p. 303.

[4] E. du Bois-Reymond. *Unters. üb. thierische Elektricität.* Berlin 1849. Bd. II. 1. Abth. p. 11 u. 99.

verharren. Im günstigsten Falle könnte er vielleicht das Verschwinden der negativen Schwankung, d. i. die Wiederkehr des normalen Muskelstromes, durch eine einmalige Zuckung im Augenblicke der Erschlaffung anzeigen. In Wirklichkeit beweist jedoch der Tetanus des physiologischen Rheoskops, daſs die negative Schwankung des Muskelstromes durch kurzdauernde und schnell aufeinanderfolgende Dichtigkeitsschwankungen desselben verursacht wird.

Wie schon oben angedeutet, sind wir aber in der günstigen Lage das Zeugnis des physiologischen Rheoskops auch noch durch andre physikalische Hilfsmittel bekräftigen zu können. Senkt man der Empfehlung von Wedenskii[1] gemäſs zwei Stecknadeln, welche mit den Drahtenden eines Siemensschen Telephons leitend verbunden sind, die eine in die Sehne, die andre in den Bauch eines in normalen Zirkulationsverhältnissen belassenen, aber von der Haut entblöſsten Froschgastrocnemius, so geraten die Eisenplatten des Telephons jedesmal in tönende Schwingungen, wenn der hoch im Becken isolierte Hüftnerv durch intermittierende Induktionsströme erregt wird und der den Telephonkreis schlieſsende Muskel in Tetanus verfällt, wiederum ein untrügliches Zeichen dafür, daſs die scheinbar kontinuierliche Thätigkeit des letzteren mit der Produktion diskontinuierlicher elektrischer Ströme verknüpft ist. Nicht weniger entscheidend fallen ferner auch die Versuche mit den Kapillarelektrometer[2] aus. Empfindliche Instrumente der Art gestatten die Stromoszillationen des mit ihnen in passende Verbindung gebrachten tetanisierten Muskels direkt an den Oszillationen des kapillaren Quecksilberfadens abzulesen.

Fig. 79.

Ein klares Bild von dem merkwürdigen Vorgange gibt die folgende graphische Darstellung nach Du Bois-Reymond. Die gerade Linie $+ k\ k_{,}\ k_{,,,}$ stellt die Kurve des ruhenden Muskelstromes, die Abscissenachse $o\ t$ die Zeit dar; die auf letztere von der Stromkurve gezogenen Ordinaten geben die Stärke des Stromes in jedem Augenblicke an. Tetanisieren wir den Muskel, so zeigt uns die Multiplikatornadel eine Stromabnahme, ohne uns zu belehren, wie dieselbe in jedem Augenblicke sich verhält, ob sie eine stetige ist, durch die Linie $k_{,}\ k_{,,}$ ausdrückbar, oder eine stoſsweise. Die Zuckungen des stromprüfenden Schenkels sowie auch die Vibrationen in Telephon

[1] Wedenskii, *Arch. f. Physiol.* 1883, p. 313.
[2] Lovén, a. a. O.

und Kapillarelektrometer beweisen dagegen, dafs die Gestalt der Stromkurve während des Tetanus die der periodisch steil abfallenden und sich wieder erhebenden Linie $k, k_{,,}$ sein, dafs der Strom periodische Schwankungen in kurzen Zeiträumen erleiden mufs. Es fragt sich nur, ob die Einbiegungen wie in A die Abscissenachse nicht erreichen, d. h. also ob der Strom bei der einzelnen Schwankung nur um eine gewisse Gröfse sinkt, ohne gänzlich zu verschwinden, oder ob die Einbiegungen wie in B die Abscissenachse gerade erreichen, der Strom also periodisch auf Null sinkt, oder ob die Einbiegungen gar, wie in C und D, die Abscissenachse schneiden, d. h. also ob der Strom bei jeder Schwankung eine Umkehr erleidet, und ob in diesem Falle die Einbiegungen $-k$ erreichen, d. h. also ob der Strom bei seiner jedesmaligen Umkehr eine der positiven Gröfse, von welcher die Schwankung ausgeht, gleiche negative Gröfse erreicht. Hierüber sagen weder das physiologische Rheoskop noch die beiden andren physikalischen Apparate etwas aus. Das Mittel alle diese Zweifel zu heben, ist uns erst im BERNSTEINschen Differential-Rheotom geboten, einem Apparat, dessen wir uns schon früher bedient haben, um das Verhalten des Nervenstromes in jedem kleinsten Zeitmomente nach vorausgegangener Reizung des Nervenstammes gesondert zu untersuchen. S. MAYER und J. BERNSTEIN [1] haben gezeigt, dafs das Differentialrheotom auch geeignet ist, die gleiche Aufgabe bezüglich des Muskelstromes zu lösen, und haben ebenso wie beim Nerven gefunden, dafs eine bestimmte Zeit verfliefst, ehe der an dem einen Querschnittsende des Muskels durch einen Induktionsschlag ausgelöste Bewegungsvorgang durch eine Modifikation des vom andren Querschnittsende abgeleiteten Muskelstromes bemerkbar wird. Diese Modifikation erscheint stets in Form einer Abnahme des Muskelstromes, erreicht in mefsbarer Zeit ein Maximum und macht nach Verlauf eines wenig gröfseren Zeitintervalls dem früheren Zustande Platz. Auf dem Höhepunkte des beschriebenen elektrischen Vorgangs ist der Muskelstrom verschwunden; die Zeitdauer der Schwankung beträgt im ganzen bei Fröschen ca. $^1/_{250}$, bei Kaninchen $^1/_{400}$ Sek. Die negative Schwankung des dauernd geschlossenen Muskelstromes entsteht also dadurch, dafs derselbe periodische Unterbrechungen erleidet, **nicht aber**, wie vorhin noch als möglich zugegeben werden mufste, infolge einer periodisch wiederkehrenden blofsen Intensitätsschwächung oder gar einer periodisch eintretenden Umkehr des Muskelstromes.

Man kann die Frage aufwerfen, ob die hier gewonnene Anschauung, deren Richtigkeit für den durch intermittierende Induktionsreizung oder durch die mechanischen Erschütterungen des HEIDENHAINschen Tetanomotors unter Vermittelung der Nerven ausgelösten Tetanus aufser Zweifel steht, auch für die übrigen Formen tetani-

[1] S. MAYER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1868. p. 655. — J. BERNSTEIN, *Unters. üb. d. Erregungsvorgang im Nerven- u. Muskelsysteme.* Heidelberg 1871.

scher Dauerkontraktionen, wie sie unter Umständen vom Nerven aus durch den konstanten Strom bei dauernder Schliefsung (s. Bd. I. p. 578) oder durch die diskontinuierlichen, elektrischen Schwellungsreize des v. FLEISCHLschen Rheonoms (s. Bd. I. p. 577), ferner durch chemische Reize und im unversehrten Körper durch den Willensimpuls oder auf reflektorischem Wege (s. Reflexbewegungen) hervorgerufen werden, Gültigkeit besitzt. Denn alle diese letzterwähnten Tetanusarten vermögen es nicht, den Nerven des stromprüfenden Froschschenkels in tetanische Miterregung zu versetzen[1], sondern bewirken im Gegensatz zu den zwei erst erwähnten Tetanusformen häufig nur eine einmalige einfache Zuckung, im günstigsten Falle mehrere einfache Einzelzuckungen desselben. Ungeachtet dieses auffälligen Unterschiedes wird aber die Antwort auf die angeregte Frage schwerlich verneinend ausfallen können, da der oszillatorische Charakter der in zweiter Reihe genannten Tetanusarten, wenn auch nicht durch das physiologische Rheoskop, so doch durch Kapillarelektrometer und Telephon nachgewiesen worden ist[2], das Versagen des stromprüfenden Froschschenkels dagegen aus mehreren Ursachen erklärt werden kann, von welchen übrigens keine die andre ausschliefst und vor allem keine der Aussage der physikalischen Rheoskope widerspricht. Wir führen dieselben hier der Reihe nach auf, gedenken aber auf diese Angelegenheit noch einmal zurückzukommen, wenn wir von den zwischen Nerven- und Muskelerregung notwendig vorauszusetzenden Beziehungen handeln werden. — Zunächst ist das Ausbleiben des sekundären Tetanus jedenfalls mit bedingt durch die geringere Schwankungsgröfse des Muskelstromes, denn es unterliegt keinem Zweifel, dafs der durch kurzdauernde elektrische Maximalreize ausgelöste Tetanus alle andren Tetanusformen an Kraft übertrifft.[3] Zweitens ist es nicht allein möglich, sondern für den durch Willensreiz, auf reflektorischem Wege und durch chemische Nervenreizung hervorgerufenen Tetanus auch kaum abzuweisen, dafs hierbei ungleichzeitige gruppenweise Aktionen der einzelnen Muskelfasern stattfinden[4], die Veränderung des elektromotischen Verhaltens also nicht durch relativ mächtige Schwankungen des muskulären Gesamtstromes bedingt wird, sondern sich aus mehreren zeitlich aufeinander folgenden Stromschwankungen einzelner Gruppen von Muskelprimitivbündeln zusammensetzt. Und endlich kann der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung des Muskelstromes in sämtlichen hierhergehörigen Fällen an Plötzlichkeit und infolge davon an Reizkraft verloren haben.[5]

---

[1] Vgl. E. HERING u. FRIEDRICH, *Wien. Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1875. Bd. LXXII. p. 413. — VON FLEISCHL, ebenda. 1877. Bd. LXXVI. p. 138.

[2] BERNSTEIN u. SCHÖNLEIN, *Stzber. d. naturforsch. Ges. zu Halle.* 1881. — LOVÉN, *Nord. med. Ark.* 1881. Bd. XIII. No. 14. — FREY, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 43. — WEDENSKII, ebenda p. 310.

[3] Vgl. KRONECKER. *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1871. p. 261 u. 264; *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 22.

[4] E. BRUECKE, *Wien. Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1877. Bd. LXXVI. p. 237.

[5] V. KRIES, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 337.

Ein zweites wichtiges Ergebnis der BERNSTEINschen Untersuchungen betrifft das elektrische Verhalten stromloser, symmetrischer Punkte der Muskeloberfläche während des Tetanus. DU BOIS-REYMOND hatte gefunden, daſs dieselben im dauernd abgeleiteten Muskel auch bei angestrengtester Thätigkeit des letzteren stromlos bleiben, und behauptet, daſs auch das physiologische Rheoskop von ihnen aus nicht in sekundäre Erregung versetzt würde. Mit Hilfe des Differential-Rheotoms gelang es indessen BERNSTEIN nachzuweisen, daſs auch sie während des Tetanus elektromotorische Wirkungen entwickeln und zwar stets der Art, daſs in bestimmten Zeitintervallen nach erfolgter Reizung zuerst der dem Reizungsort znnächst, darauf der entfernter gelegene Oberflächenpunkt negativ elektrisch wird und somit die Eigenschaften eines künstlichen Muskelquerschnitts annimmt. Die Ströme, welche zwischen symmetrischen Punkten im thätigen Zustande des Muskels auftreten, haben also eine alternierende Richtung, woraus sich erklärt, daſs sie in dauernd geschlossenem Galvanometerkreise keinen Einfluſs auf die Magnetnadel ausüben, sondern um zur Geltung zu kommen, erst in dem zum Abfangen kleiner, begrenzter Zeitmomente eingerichteten Galvanometerkreise des Differential-Rheotoms gesondert werden müssen. Die zweite Angabe DU BOIS-REYMONDS aber, daſs der Nerv des stromprüfenden Froschschenkels nicht in sekundäre Erregung gerate, wenn er symmetrische Punkte der Muskeloberfläche ableitend berührt, wäre mit den erwähnten Untersuchungen BERNSTEINS nicht zu vereinen. Jedoch lehrt der direkte Versuch das Gegenteil. Jede zwei in der Faserrichtung des Muskels, nicht allzu nahe neben einander gelegene Punkte erhalten im Augenblicke der Muskelaktion die Fähigkeit, einen sie zum Stromkreise schlieſsenden Nerven zu erregen (GRUENHAGEN[1]).

Diese Thatsache ist nicht ohne Wert für die Auffassung des elektrischen Prozesses im thätigen Muskel. Denn allgemein erfahren wir dadurch, daſs elektrisch unwirksame Punkte des ruhenden Muskels durch Reizung desselben in elektrisch wirksame verwandelt werden können. Da frische, unversehrte ruhende Muskeln aber fast ausnahmslos, wie angeführt (s. o. p. 31), bei jedweder Ableitungsart, selbst bei Ableitung von Längsschnitt und Querschnitt, durch das Galvanometer nur schwache, nicht selten auch gar keine elektromotorische Wirksamkeit entfalten und bei Ableitung durch den Nerven des physiologischen Rheoskops daher auch nicht die galvanische Zuckung ohne Metalle geben, im Augenblicke ihrer Erregung dagegen, möge dieselbe nun vom Nerven oder von einer Reizung ihrer eignen Substanz ausgehen, stets kräftige sekundäre Zuckungen auslösen, so folgt, daſs letztere im normalen Zustande der Muskeln nicht durch das Verschwinden des Muskelstromes, sondern umgekehrt

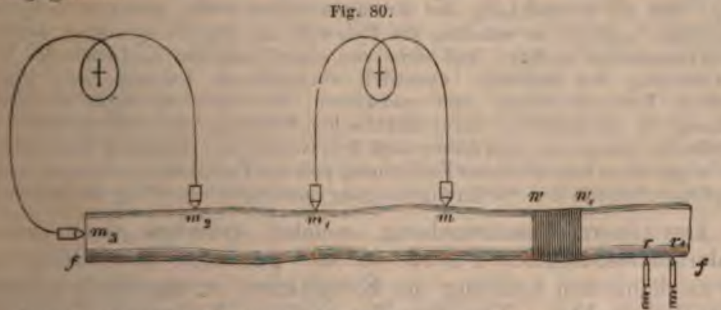
[1] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1872. Bd. V. p. 119.

durch das periodische Erscheinen desselben hervorgerufen werden. Man hat folglich den **Muskel als ein Organ** anzusehen, in welchem die Anfachung der Thätigkeit zur Entfaltung präformierter elektrischer Kräfte führt. Entwickelt sich diese Fähigkeit auf Kosten der anderweitigen physiologischen Funktion zu gröfserem Umfange, so wandelt sich der Muskel zum elektrischen Organ um, wie wir es bei einigen Fischarten antreffen, und von welchem wir durch BABUCHIN[1] wissen, dafs dasselbe seiner embryonalen Anlage nach in engster Beziehung zum quergestreiften Muskelgewebe steht.

Einen speziellen Fall von Ableitung stromloser Punkte durch den Nerven des strömprüfenden Froschschenkels bietet die Ableitung zweier natürlicher Querschnitte eines frischen Muskels dar. Entstände der die negative Schwankung des Muskelstromes bedingende Prozefs genau in der Mitte des Muskelbauchs und erreichte bei seiner Fortpflanzung nach beiden Seiten hin beide Querschnitte gleichzeitig, so könnte das elektrische Gleichgewicht beider Muskelenden in keiner Weise gestört werden, die Auslösung einer sekundären Zuckung von ihnen aus würde unterbleiben. Überall, wo wir eine solche bei Ableitung der muskulären Sehnenenden dennoch auftreten sehen, müssen wir also schliefsen, dafs hier jener Prozefs nicht genau von der Mitte jeder Muskelfaser beginnt und folglich auch dem einen natürlichen Querschnitt später als dem andren die elektrischen Eigenschaften eines künstlichen Querschnitts erteilt. Dafs es unter dieser Voraussetzung zur Bildung alternierender Ströme zwischen beiden Querschnitten kommen und ein beide zum Kreise schliefsender empfindlicher Nerv erregt werden mufs, ist selbstverständlich. Solche Fälle, in welchen die beiden Sehnenenden frischer Muskeln während der Thätigkeit der letzteren zu elektrischer Erregung befähigt werden, treten regelmäfsig dann ein, wenn die Muskeln von ihren Nerven aus zur Kontraktion gebracht werden.

Das Bild, welches wir uns nach den eben mitgeteilten Thatsachen von dem elektrischen Vorgange innerhalb der erregten Muskelfaser zu entwerfen haben, ist in der beigefügten Zeichnung wiedergegeben.

Fig. 80.



Wird der Muskelfaser ff bei r r_1 ein Induktionsschlag zugeführt, so entwickelt sich zunächst an der Reizstelle ein molekularer Prozefs, die Reizwelle J. BERNSTEINS, welche nur eine gewisse Strecke der Faser umfafst (nach BERNSTEIN ca. 10 mm) und jeder-

[1] BABUCHIN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1872. p. 545; 1875 p. 129, 145 u. 161.

seits durch einen Querschnitt von entweder schon oder noch nicht in dem gleichen Prozeſs befangen gewesener Muskelmasse begrenzt wird. Diese Reizwelle ww_1 wandert mit einer bestimmten Geschwindigkeit im Muskelrohre fort und verhält sich zu jedem auſserhalb ihres Bereichs gelegenen Punkte der Faseroberfläche negativ elektrisch. Gelangt sie daher zu dem ersten Fuſspunkte m des Multiplikatorbogens $m\,m_1$, so ergieſst sich durch denselben ein elektrischer Strom von m_1 nach m; schreitet sie über m fort, so schwindet dieser Strom und wechselt sein Zeichen, wenn die Reizwelle m_1 erreicht hat (alternierende Ströme symmetrischer Punkte). In dem Multiplikatorbogen $m_2\ m_3$ hingegen bewirkt sie bei ihrer Ankunft in m_2 ein Verschwinden des ursprünglich vorhandenen Muskelstromes (negative Schwankung des Muskelstromes). Letzterer entsteht von neuem in alter Kraft, wenn die Reizwelle m_2 passiert hat.

Die negativ elektrische Spannung der Reizwelle braucht weder vom Standpunkt der Molekularhypothese des Muskelstromes noch von demjenigen des Cylinderschemas dem erregten Querschnitt selbst anzugehören, sondern kann im Sinne beider ausschlieſslich den angrenzenden Querschnitten ruhender normaler Muskelsubstanz entstammen, deren präexistierende negative elektrische Spannung von der alterierten Muskelpartie als indifferentem Leiter lediglich abgeführt wird. Nach der Alterationshypothese muſs sie dagegen durch die alterierte Substanz selbst, welche erst infolge ihres Kontaktes mit normaler negativ elektrisch wird, bedingt sein.

Die weiteren Folgerungen und Rechnungen, welche J. Bernstein an seine Versuche knüpft, bedürfen noch eingehender Prüfung. Bernstein bestimmt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle in der Muskelfaser (im mittel 2,851 bis 2,927 m in der Sek.) aus dem Zeitintervall, welches zwischen dem Moment der Reizung und dem ersten Eintritt elektrischer Änderungen im Multiplikatorbogen $m\,m_1$ oder $m_2\,m_3$ verflieſst. Dabei macht er aber die Annahme, daſs die Schwankung der strommessenden Nadel genau in demjenigen Augenblicke beginnt, in welchem die Reizwelle an den Fuſspunkten m oder m_2 des Galvanometers anlangt, und sieht von einer zwischen Einbruch des Reizes und Auslösung der Reizwelle eventuell vorhandenen Latenzperiode gänzlich ab. Beide Voraussetzungen sind unerwiesen; die erste ist sogar entschieden unzulässig, da die Reizwelle ihrer elektrischen Wirkung nach einem künstlichen Querschnitte entspricht, und dieser nach dem Gesetze des ruhenden Muskelstromes schon in gar nicht unerheblicher Entfernung von den Fuſspunkten eines ableitenden Multiplikatorbogens den Strömungsvorgang innerhalb desselben beeinfluſst.

Der innere Zusammenhang, welcher zwischen dem eben geschilderten elektrischen Prozeſs in der gereizten Muskelfaser und ihrer mechanischen Leistung, der Kontraktion, voraussichtlich besteht, ist gänzlich unklar. Nur über das zeitliche Verhältnis beider Vorgänge sind wir durch Helmholtz[1] und im Anschluſs an diesen durch v. Bezold[2] unterrichtet worden und wissen, daſs die negative Stromesschwankung schon vor dem Eintritt der Verkür-

[1] Helmholtz, *Monatsber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1851. p. 328.
[2] v. Bezold, ebenda. 1861. p. 1023.

zung ihr Ende erreicht. Hiernach liegt es nahe die erstere als Ursache der letzteren hinzustellen. Ein Versuch auf diesem Wege vorzudringen ist von BERNSTEIN[1] auch gemacht worden. Ausgehend von der Thatsache, dafs die Dauer der negativen Schwankung im Froschmuskel etwa $^1/_{250}$ Sek. beträgt, glaubte er schliefsen zu dürfen, dafs ein Muskel, welcher von mehr als 250 Reizstöfsen in der Sekunde getroffen würde, einen gleichmäfsigen elektrischen Zustand annehmen, d. h. auf demjenigen annähernd beharren müfste, welcher ihm durch den ersten Reizstofs erteilt worden war. Im Falle die Schwankung des elektrischen Verhaltens also die Ursache des Verkürzungsvorgangs wäre, liefse sich auch erwarten, dafs bei einer Frequenz von mehr als 250 Reizen in der Sekunde statt einer tetanischen Kontraktion eine einmalige einfache Zuckung, die sogenannte Anfangszuckung BERNSTEINS, erscheinen würde. Diese Überlegung ist indessen schwer haltbar, da selbst 2000—22000 Reize pro Sekunde einen gleichmäfsigen Muskeltetanus bewirken können, obwohl in diesen Fällen auch den theoretischen Anschauungen BERNSTEINS gemäfs die Wellenlinie der negativen Schwankung kaum merkliche Kräuselungen anzeigen dürfte.[2]

Die zeitliche Beziehung zwischen negativer Schwankung und Muskelkontraktion ist von HELMHOLTZ auf folgende Weise ermittelt worden. Der Nerv A eines Muskels A, welcher letztere mit dem Zeichenstift des Myographions in Verbindung stand, ruhte auf der Oberfläche eines Muskels B, dessen Nerv B durch einen Öffnungsinduktionsschlag gereizt wurde, so dafs die negative Schwankung des Muskelstromes in B eine sekundäre Zuckung des Muskels A hervorrief. Die nach den früher beschriebenen Prinzipien am Myographion mefsbare Zeit, welche zwischen dem Moment des Öffnungsinduktionsschlages auf den Nerven B und dem Beginn der sekundären Zuckung von A, also der Erhebung des Zeichenstiftes verging, war die Summe folgender vier Einzelzeiträume: 1. der Zeit, welche zwischen der Ankunft des zuckungerregenden Vorgangs im Muskel A und dem Beginn seiner Verkürzung lag, also des Stadiums der latenten Reizung von A; 2. der Zeit, welche der Leitungsprozefs im Nerven A vom Reizort bis zum Muskel beanspruchte; 3. des Zeitraumes, welcher zwischen dem Anlangen des nervösen Thätigkeitszustandes im Muskel B und dem Moment verging, in welchem die negative Stromesschwankung des letzteren den Nerven A erregte; endlich 4. der Zeit, welche die Leitung im Nerven B beanspruchte. Durch Abzug der aus anderweitigen Versuchen bekannten Zeiträume 1, 2 und 4 von der Summe fand sich die Gröfse des gesuchten Zeitraumes 3, und zwar ergab sich derselbe zu etwa $^1/_{200}$ Sek., d. h. es vergeht nach HELMHOLTZ zwischen dem Moment der Reizung eines Muskels und dem Moment der stärksten elektrischen Änderung (negative Schwankung) des Muskelstromes etwa $^1/_{200}$ Sek.; letzteres Moment fällt also in die Mitte der Periode der latenten Reizung, welche etwa $^1/_{100}$ Sek. umfafst.

Eine weniger komplizierte Methode, den völligen Ablauf der negativen Stromesschwankung vor dem Eintritt der Muskelkontraktion darzustellen, ist von GRUENHAGEN[3] angegeben worden und beruht darauf, dafs ein Muskel A den ihm nur mit einem Punkte aufliegenden Nerven des physiologischen Rheoskops erst im Augenblicke der Zuckung an einem zweiten Punkte berührt

[1] BERNSTEIN, *Unters. üb. d. Erregungsvorg. im Nerven- u. Muskelsystem.* Heidelberg 1871. p. 100. — PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVIII. p. 121. — SCHÖNLEIN, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 357.
[2] KRONECKER u. STIRLING, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 1; ebenda p. 394.
[3] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1872. Bd. V. p. 119.

und dadurch zum ableitenden Stromkreise schliefst. Am bequemsten gestaltet sich der Versuch, wenn man das zentrale Ende des stromprüfenden Nerven auf die Ursprungssehne eines freipräparierten und von seinem unteren Knochenansatze losgelösten Froschgastrocnemius legt, den mittleren Teil des Nerven über einen horizontal oberhalb des Gastrocnemius befestigten Glasstab hinwegführt und mit Hilfe des letzteren den herabhängenden peripheren Nervenrest vor und in nächster Nachbarschaft von dem kleinen in der Achillessehne des Gastrocnemius eingeschlossenen Sesambeinchens schwebend erhält. Beliebig kann man alsdann den auf ebener Unterlage leicht beweglichen Muskel von seinem Nerven aus zur Zuckung veranlassen, während das Sesambeinchen entweder erst nach dem Beginn derselben oder vor dem Eintritt derselben den Nerven des stromprüfenden Schenkels leitend berührt. Im letzteren Falle ruft jede Kontraktion des Gastrocnemius *A* die bekannte sekundäre Erregung des physiologischen Rheoskops hervor, im ersteren Falle bleibt dieselbe ebenso konstant aus, ein sicherer Beweis dafür, dafs der zuckende Muskel schon im frühesten Anfange seiner Verkürzung die schwache elektrische Wirkung des ruhenden Muskels besitzt und während der ganzen Dauer der Verkürzung unverändert beibehält. Da der Kontraktionszustand, wie wir noch näher begründen werden (s. u. p. 68), ebenso wie die elektrische Schwankung wellenförmig von Querschnitt zu Querschnitt fortschreitet, so folgt hieraus, dafs jede kontrahierte Muskelpartie sich elektrisch indifferent gegen jede benachbarte noch oder schon in Ruhe befindliche verhalten mufs, ein sehr bemerkenswerter Umstand, welcher schwer gegen die HERMANNsche Alterationshypothese des Muskel- und Nervenstromes (s. Bd. I. p. 546, Bd. II. p. 33) ins Gewicht fällt. Denn es folgt daraus, dafs die Alteration eines gegebenen Muskelquerschnitts allein zur Entwickelung einer elektrischen Differenz nicht genügt. Nach BIEDERMANNS[1] Versuchen fehlen auch jedem durch destilliertes Wasser getöteten Muskelsegment die elektrischen Eigenschaften des künstlichen Querschnitts. Ein endgültiges Urteil über die Bedeutung dieser Beobachtung ist gegenwärtig noch nicht möglich.

Im Widerspruch mit diesen Angaben über das zeitliche Verhalten der negativen Stromesschwankung steht scheinbar der Befund DU BOIS-REYMONDS[2], dafs dieselbe eine Nachwirkung habe, welche sich sogar noch an dem bereits erschlafften Muskel durch eine bisweilen beträchtliche, lange Zeit anhaltende Herabsetzung des ruhenden Muskelstromes erkennen lasse. Wie GRUENHAGEN[3] indessen zuerst gezeigt hat, ist diese vermeintliche Nachwirkung der negativen Stromesschwankung nichts andres als die Herstellung des normalen, fast oder ganz stromlosen Zustandes frischer Muskeln, in der Sprache der Molekularhypothese also der sogenannten parelektronomischen Schicht. Die infolge des Tetanus verminderte elektromotorische Wirksamkeit steigert sich daher sofort, wenn man den abgeleiteten natürlichen Querschnitt mit Kreosot anätzt und dadurch in einen künstlichen verwandelt. Muskeln, deren natürliche Enden durch chemische oder mechanische Mittel einmal verletzt worden sind, erleiden bei der Tetanisierung keine solche Herabsetzung ihrer Stromkraft. Zu denselben Ergebnissen ist später auch DU BOIS-REYMOND[4] gekommen.

Unsre Kenntnis der elektrischen Veränderungen, welche der thätige Muskel erfährt, ist durch die vorstehenden Mitteilungen erschöpft. Hinzuzufügen wäre nur noch, dafs man bei gewissen unregelmäfsig gebauten Muskeln (Gastrocnemius) nach Anregung ihrer Funktion statt der erwarteten Abnahme des von ihnen abgeleiteten Stromes, oft eine Zunahme desselben, MEISSNERS „positive Schwan-

[1] BIEDERMANN, *Wien. Sitzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1880. Bd. LXXXI. p. 74.

[2] E. DU BOIS-REYMOND, *Annales de Chimie et de Physique.* 1850. III. Sér. T. XXX. p. 186; *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1853. p. 111; *Unters. üb. thierische Elektricität.* Berlin 1860. Bd. II. 2. Abth. p. 151, 291 u. 356.

[3] GRUENHAGEN, *Ztschr. f. rat. Med.* 1867. III. R. Bd. XXIX. p. 285.

[4] E. DU BOIS-REYMOND, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 596. u. 1873 p. 544.

kung" wahrnimmt.[1] Allein jedesmal läfst sich in diesen Fällen nachweisen[2], dafs der ursprüngliche Strom ein Differenzstrom war, dessen einzelne Komponenten nicht zu gleicher Zeit und vielleicht auch nicht in gleichem Grade dem Prozefs der negativen Schwankung unterlagen. Verliert aber von zwei entgegengesetzt gerichteten Strömen, deren einer den andren überwiegt, zu irgend einer Zeit ausschliefslich der schwächere an Intensität, so mufs in dem von ihnen beiden durchflossenen Galvanometer notwendig eine Vergröfserung der Ablenkung im Sinne des stärkeren erfolgen, und so erklärt sich auch die positive Schwankung MEISSNERS, nicht aber aus der Entstehung neuer bisher unbekannter elektromotorischer Spannkräfte, wie ihre Entdecker wollten.

Obwohl es, wie wir oben erwähnt haben, nicht gelingt, den Strom der ruhenden Muskeln am lebenden menschlichen Körper zur Anschauung zu bringen, ist es DU BOIS-REYMOND[3] doch geglückt, die negative Schwankung ihres Stromes am lebenden Menschen nachzuweisen. Schaltet man asymmetrische Hautstellen einer Extremität in den Multiplikatorkreis ein, so zeigt die Nadel Ströme an, welche der Haut angehören und mit dem Muskelstrom nichts zu thun haben. Versetzt man darauf die Muskeln des betreffenden Gliedes in energischen willkürlichen Tetanus, so erfolgt ein positiver Ausschlag, d. h. die Nadel wird in demselben Sinne, wie durch den Hautstrom, weiter abgelenkt. Dieser Ausschlag erklärt sich ungezwungen durch die Annahme, dafs der ruhende dem stärkeren Hautstrome entgegengesetzt gerichtete und ihn daher teilweise kompensierende Muskelstrom bei der Thätigkeit der Muskeln schwindet und der mächtigeren Entfaltung des abgeleiteten Hautstromes mithin ein geringeres Hindernis bereitet. Taucht man symmetrische Hautstellen, z. B. die beiden Zeigefinger beider Hände, in die Zuleitungsgefäfse, so erhält man, nachdem die ersten flüchtigen Wirkungen beim Schliefsen des Kreises vorüber sind, nur sehr schwache Ströme, wenn man sorgfältig die von DU BOIS-REYMOND[4] ermittelten Momente, welche die Haut elektromotorisch wirksam machen, vermeidet. Ein Strom von den ruhenden Muskeln ist bei Ableitung von symmetrischen Hautstellen nicht zu erwarten, weil sich die Muskelströme beider Körperhälften das Gleichgewicht halten müssen. Spannt man aber, nachdem die Nadel auf dem Nullpunkt oder in dessen Nähe zur Ruhe gekommen ist, die Muskeln der einen Körperhälfte, also des einen Armes, heftig und dauernd an (ohne dabei die Lage des eingetauchten Fingers zu ändern und infolge dessen die Entstehung von Hautströmen zu veranlassen), so erzielt man damit einen Ausschlag, nach der einen oder der andren Seite, je nachdem die Muskeln der einen oder der andren Körperhälfte zur Verkürzung gebracht worden sind.

Auch hier beruht die Ablenkung darauf, dafs von zwei entgegengesetzten Strömen der eine das Übergewicht erhält. Während aber in dem zuvor berichteten Falle Haut- und Muskelstrom die Komponenten des resultierenden, die Galvanometernadel drehenden Stromes waren, sind es hier die ruhenden Muskelströme beider Körperhälften, welche sich in ihren Wirkungen bekämpfen und auch aufheben. Werden die Muskeln der einen Extremität in willkürlichen Tetanus versetzt, so nimmt der ihnen entstammende Strom ab, der Strom der ruhenden andren Extremität gewinnt die Oberhand und lenkt demgemäfs die Magnetnadel in seinem Sinne ab.

---

[1] MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1861. III. R. Bd. XI. p. 193, u. MEISSNER u. COHN, ebenda. 1862. III. R. Bd. XV. p. 27.
[2] E. DU BOIS-REYMOND, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1873. p. 564.
[3] E. DU BOIS-REYMOND, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1853. p. 76.
[4] E. DU BOIS-REYMOND, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1853. p. 111 *Unters. üb. thierische Elektricität.* Berlin 1860. Bd. II. 2. Abth. p. 186.

PHYSIOLOGISCHES VERHALTEN DER QUERGESTREIFTEN MUSKELN.

ALLGEMEINE CHARAKTERISTIK DER MUSKELTHÄTIGKEIT.

ERSCHEINUNGEN DER MUSKELTHÄTIGKEIT.

§ 78.

Wird ein aus quergestreiften Fasern zusammengesetzter Muskel durch Reizung seines Nervenstammes oder direkte Applikation reizender Einwirkungen auf seine Substanz in den thätigen Zustand übergeführt, so besteht die auffallendste Erscheinung dieser Thätigkeit in einer Formveränderung, und zwar in einer Verkürzung der Fasern im Längsdurchmesser unter entsprechender Zunahme des Querschnitts. Da die mechanischen Effekte dieser Formveränderung, in deren Leistung die Aufgabe der Muskeln besteht, überall auf der Verringerung des Längsdurchmessers, nirgends auf der Dickenzunahme beruhen, bezeichnet man die lebendige Thätigkeit des Muskels einfach als Verkürzung, Zusammenziehung, Kontraktion. Wir schicken der speziellen Analyse der dabei in Betracht kommenden Verhältnisse eine allgemeine Charakteristik voraus. Ist die Anregung, welche den thätigen Zustand hervorruft, eine einmalige von verschwindend geringer Dauer, z. B. eine einfache schnelle Dichtigkeitsschwankung eines elektrischen Stromes, besitzt der Muskel seine normale Leistungsfähigkeit und stehen seiner Verkürzung keine Hindernisse entgegen, so tritt die unter dem Namen der einfachen Zuckung bezeichnete rasch ablaufende elementare Thätigkeitsform ein. Für die unmittelbare Wahrnehmung scheinbar gleichzeitig mit der erregenden Ursache beginnen die davon getroffenen Fasern ihre Kontraktion, erreichen in kürzester Zeit das Maximum der Verkürzung, um, ohne in letzterem zu verharren, ebenso rasch in den erschlafften Zustand zurückzukehren, ihre ursprüngliche Länge wieder anzunehmen. Der Verlauf dieser einfachen Zuckung ist so rasch, daſs es unmöglich ist, durch unmittelbare Beobachtung etwas Näheres über die zeitlichen Umstände derselben und das Verhalten der Fasern in den einzelnen Stadien der Zuckung zu erfahren, vor allem zu entscheiden, ob die Verkürzung gleichzeitig alle Teile der Länge der Muskelfaser ergreift, oder ob sie, von bestimmten Stellen ausgehend, successive auf die übrigen Stellen sich fortpflanzt. Für die unmittelbare Wahrnehmung auch mit bewaffneten Augen, für welche die Querstreifen einen Anhaltepunkt zur Beobachtung bieten,

scheint der frische Muskel bei jeder Zuckung sich gleichzeitig in allen Teilen seiner Länge zu verkürzen. Dennoch läßt sich schon *a priori* behaupten, daß dies nur scheinbar ist, daß unter allen Umständen eine Fortpflanzung des Verkürzungsvorganges von primär zur Thätigkeit veranlaßten Teilchen auf andre stattfinden muß, außer wenn es möglich wäre, wirklich allen in der Längsrichtung hintereinander liegenden Teilchen der Muskelfasern direkt den Anstoß zur Thätigkeit zu geben. Erzeugen wir die Zuckung durch Reizung der motorischen Nerven außerhalb des Muskels, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Verkürzung zunächst an der Berührungsstelle zwischen Nervenende und kontraktiler Substanz ausgelöst wird und von da aus auf die übrigen Partien fortschreitet. Etwas abweichend könnte der Vorgang verlaufen, wenn wir den Muskel direkt durch einen die ganze Länge desselben durchfließenden elektrischen Induktionsschlag in Thätigkeit versetzt hätten. Würde hierbei wirklich jedes Teilchen der Muskelsubstanz für sich in Erregung versetzt, so müßte freilich eine gleichzeitige Thätigkeit aller die Folge sein. Entschieden ausgeschlossen ist diese Möglichkeit jedoch in dem dritten noch übrigen Falle einer direkten partiellen Muskelreizung, wenn wir z. B. irgend einen Reiz auf das äußerste eine Ende eines langen parallelfaserigen Muskels, wie des Sartorius, wirken lassen. Da auch in diesem Falle die Fasern in ihrer ganzen Länge an der Verkürzung sich beteiligen, so bleibt keine andre Annahme übrig, als die, daß die Verkürzung wie eine Welle von dem direkt gereizten Ende der Fasern aus successive von Teilchen zu Teilchen bis zum andren Ende weiterschreitet, was also bedeutet, daß der kontraktilen Substanz ein Leitungsvermögen für ihren Thätigkeitszustand innewohnt. Unter besonderen Umständen läßt sich das wellenähnliche Fortschreiten der Kontraktion in der Längsrichtung der Muskelfasern aber auch unmittelbar dem Auge wahrnehmbar machen. Ein ganz ausgezeichnetes Feld für Beobachtungen dieser Art bietet die miskroskopische Untersuchung einiger im Wasser lebender durchsichtiger Insektenlarven. Hier kann man an geeigneten Arten (*Corethra plumicornis*), namentlich wenn dieselben unter dem Deckgläschen zu ersticken beginnen und dadurch ihre große Beweglichkeit verloren haben, einzelne Muskelbündel mit starken Vergrößerungen überblicken und sich ohne Mühe davon überzeugen, daß jede Zuckung auf der Bildung eines spindelförmigen Wulstes beruht, welcher zuerst im Bereich der ebenfalls sichtbaren Nervenendplatte unter Zusammenrücken der dunklen Querstreifen des Muskelprimitivbündels entsteht, sodann aber mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit, wie ein Tropfen am Glasstabe, der Faser entlang gleitet, um am Sehnenansatze spurlos zu verschwinden. Ferner gelingt es auch durch rasche Tötung größerer Insekten (Käfer) mittels Alkohol absol. oder Überosmiumsäure die Muskeln im Momente ihrer Zuckung zu töten, die Kontraktionswelle in der erstarrten

Muskelsubstanz dauernd zu fixieren und im erhärteten Zustande nachträglich der mikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen.

Trifft den Nerven eines Muskels oder diesen selbst eine Reihe sich folgender momentaner Einzelreize, von denen jeder für sich eine Zuckung veranlafst, so hängt die Art der Thätigkeitsäufserung desselben von der Gröfse der Intervalle zwischen den einzelnen Reizen ab. Sind diese Pausen so lang, dafs innerhalb jeder einzelnen ein vollständiger Ablauf der vom vorhergehenden Reiz erzeugten Zuckung möglich ist, ehe der folgende Reiz die neue Zuckung veranlafst, dafs also der Muskel in der Pause wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurückkehren kann, bevor er aufs neue zur Verkürzung gezwungen wird, so zeigt sich deutlich eine diskontinuierliche Thätigkeit des Muskels in dem mehr weniger raschen Wechsel seiner Länge. Verkürzt man die Pausen allmählich, läfst man also die Einzelreize, z. B. Induktionsstöfse, rascher und rascher folgen, so sieht man zunächst, wenn die Geschwindigkeit der Reize nur wenig die oben angedeutete Grenze überschritten hat, scheinbar unmittelbar mit dem ersten Reiz den Muskel aus seiner natürlichen Länge in das Maximum der Verkürzung, welches die Stärke des Einzelreizes bedingt, übergehen, dann aber bei der weiteren Folge der Reize nicht wieder zu der natürlichen Länge zurückkehren, sondern nur geringe, den einzelnen Pausen entsprechende Längenschwankungen ausführen, indem, bevor die dem einen Reiz entsprechende Zuckung abgelaufen, bevor der Muskel Zeit gehabt hat seine natürliche Länge wieder anzunehmen, der neue Antrieb zur Kontraktion eintritt, ihn in seiner Verlängerung aufhält und ihm wieder das Maximum der Verkürzung aufzwingt. Es entsteht in diesem Falle durch das rasche Hin- und Herschwanken einzelner, das Licht reflektierender, glänzender Muskelteilchen das Bild des „Flimmerns", nicht zu verwechseln mit einer andren Form des Flimmerns, welches dadurch erzeugt wird, dafs nicht gleichzeitig alle Fasern des Muskels eine rasch sich folgende Reihe von Reizen durch Verkürzung beantworten, sondern im buntem Wechsel bald diese, bald jene einzelne Faser oder Partie von Fasern, je nachdem der zuckungerzeugende Reiz seinen Anstofs auf die eine oder die andre unmittelbar oder durch die zugehörige Nervenfaser beschränkt. Ein solches Flimmern tritt z. B. regelmäfsig im Beginn der Kochsalzreizung des motorischen Nervenstammes ein, weil die von der Kochsalzlösung hervorgerufenen Diffusionsvorgänge, auf denen der Reizeffekt voraussichtlich beruht, die im Nervenstamme zusammengepackten Fasern successive nacheinander, nicht wie der elektrische Strom alle gleichzeitig, erreichen. Steigert man die Geschwindigkeit der Reizfolge noch weiter, so kommt man endlich an die Grenze, wo die mit dem Namen T e t a n u s, S t a r r k r a m p f bezeichnete, scheinbar vollkommen stetige Thätigkeitsform des Muskels eintritt. Der Muskel nimmt dann mit dem Beginn der Reizung das zugehörige Maximum der Verkürzung

rasch an, und verharrt ohne Schwankungen bei der weiteren Folge der Einzelreize geraume Zeit in demselben Grade der Verkürzung, um erst nach längerer Dauer der Reizung ganz allmählich sich zu verlängern, unmittelbar nach dem Aufhören derselben aber rasch zu seiner natürlichen Länge zurückzukehren. Die Zahl der Einzelreize, welche mindestens in den Zeitraum einer Sekunde zusammengedrängt werden müssen, um einen stetigen Tetanus auszulösen, wechselt nicht nur mit der Muskelart, sondern höchst bemerkenswerter Weise auch mit der Beschaffenheit des Reizes. Besteht letzterer aus elektrischen Stromstöfsen von kurzer Dauer, so bedarf es nicht weniger als 19—20 Einzelreize pro Sek. um einen unermüdeten Gastrocnemius des Frosches in Tetanus zu versetzen. Beim Kaninchen gibt es zwei wohl unterschiedene Klassen quergestreifter Muskeln, solche, die ein rotes, und solche die ein weifses Aussehen haben. Die ersteren geraten in ausgesprochenen Tetanus bereits bei 10 Stromstöfsen pro Sek., die letzteren bedürfen deren dagegen 20—30.[1] Sehr viel gröfsere Zahlen scheinen endlich in Aussicht genommen werden zu müssen für die Flügelmuskulatur mancher Insekten. Denn von der gemeinen Stubenfliege berichtet MAREY[2], dafs sie willkürlich 330 Flügelschläge in der Sekunde mit alternierender Thätigkeit der Flügelheber und -senker vollführe. Hiernach müfsten also in jeder Muskelgruppe 330 Einzelkontraktionen, ohne tetanisch miteinander zu verschmelzen, ablaufen können. Ganz verschiedenen Verhältnissen begegnet man, wenn die tetanische Erregung des Muskels nicht durch elektrische Momentanreize, sondern durch den konstanten Strom[3] oder durch chemische Reizmittel oder durch die physiologischen sei es der Willensimpulse, sei es der Reflexübertragungen[4] hervorgerufen worden ist. In diesen Fällen scheint eine geringere Zahl von Einzelreizen (8—10—15) der ausgelösten Dauerkontraktion zu Grunde zu liegen.

Trotz seiner scheinbaren Stetigkeit ist der Tetanus seinem Wesen nach, welche Art der Reizung ihn auch bedingt haben mag, doch ein diskontinuierlicher Vorgang, nichts als eine Reihe untereinander verschmolzener Einzelzuckungen. Das Verharren des Muskels auf gleichem Verkürzungsgrade trotz der Diskontinuität der ihm zugeleiteten Reizimpulse resultiert ebenso wie die Ruhe der Magnetnadel des Multiplikators bei Einwirkung rasch alternierender entgegengesetzt gerichteter Ströme von gleicher Intensität aus der Trägheit der bewegten Masse. Beim Tetanisieren des Muskels folgen die Einzelreize einander schneller als die Erschlaffungen den Einzelkontraktionen. Der Muskel mufs mithin die verkürzte Form beibehalten, obwohl der die Verkürzung bedingende Molekularvorgang in

[1] RANVIER, *Arch. de Physiol. norm. et pathol.* II. Sér. T. I. 1874. p. 5. — KRONECKER u. STIRLING, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 1.
[2] MAREY, *La machine animale.* Paris 1873. p. 192 u. 203.
[3] FREY, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 43.
[4] LOVÉN, *Nord. med. Ark.* 1881. Bd. XI. No. 14; *Centrbl. f. d. med. Wiss.* 1881. p. 113.

der kontraktilen Substanz ein periodisch unterbrochener ist. Die allmähliche Verlängerung, welche bei längerem Tetanisieren eintritt, ist die Folge der Ermüdung des Muskels, der durch die Thätigkeit selbst verursachten allmählichen Herabsetzung der Leistungsfähigkeit, welche sich in einer Abnahme der Verkürzungsgröfse ausspricht. Die Diskontinuität der Muskelthätigkeit im Tetanus läfst sich in bestimmten Fällen aus der Diskontinuität der ihn hervorrufenden Erregung und den beschriebenen allmählichen Übergängen von deutlichen getrennten Zuckungsreihen bis zur stetigen Kontraktion mit der Beschleunigung der Reizfolge erschliefsen, ist aber aufserdem in jedem Falle direkt zu erweisen durch die Diskontinuität der den Tetanus begleitenden Veränderung des elektromotorischen Verhaltens, von der im vorhergehenden § weitläufig gehandelt worden ist, und endlich dadurch, dafs der in tetanischer Kontraktion begriffene Muskel tönt, d. h. in periodische Schwingungen gerät.

Das Tönen tetanisierter Muskeln kann man vernehmen, wenn man in stiller Umgebung das Ohr, sei es direkt sei es unter Einschaltung eines Stethoskops auf die entblöfste Vorderfläche des eignen oder eines fremden Oberarmes legt und den *biceps humeri* willkürlich verkürzt, beziehungsweise verkürzen läfst. Noch deutlichere Resultate erhält man, wenn man die äufseren Gehörgänge durch Siegellackpfropfen verstopft und sodann sei es durch Willensimpuls, sei es durch Induktionsströme die Kaumuskeln in kräftige andauernde Kontraktion versetzt. Um sich auch von dem Tönen ausgeschnittener, tetanisierter Froschmuskeln zu überzeugen, befestigt man dieselben an kleine Stäbchen, welche im äufseren Gehörgange eingeklemmt werden und also die ihnen mitgeteilten periodischen Stöfse möglichst direkt dem Hörapparate zuführen. Endlich hat man sich mit grofsem Vorteil zu Versuchen dieser Art des Telephons bedient. Über die Methode seiner Verwendung haben wir bereits früher (p. 37) das Erforderliche beigebracht. Wie HELMHOLTZ [1] nachgewiesen hat, variiert die Höhe des Muskeltons, d. i. die Zahl seiner Schwingungen, sehr erheblich, wenn der tetanisierende elektrische Reiz auf den Muskel selbst oder den motorischen Nervenstamm einwirkt. In diesem Falle bemifst sich die Schwingungszahl genau nach der Zahl der Reizschwankungen, welche den Tetanus bedingen. Jedoch existiert eine obere Grenze, bis zu welcher Reiz- und Muskeloszillationen einander wahrnehmbar korrespondieren. Dieselbe würde nach WEDENSKII [2] sich oberhalb 700, unterhalb 2500 Schwingungen befinden. Wird der Tetanus dagegen bei einem Tiere durch diskontinuierliche Erregung der nervösen Zentralorgane hervorgerufen, so besteht zwischen Reizzahl und Tonhöhe keine Beziehung mehr. Die Tonhöhe bleibt konstant, wie grofs auch die Zahl der dem Gehirn oder Rückenmark zugeleiteten elektrischen Schläge in der Zeiteinheit sein möge. Der vernommene Ton entspricht jedoch nicht dem eigentlichen Grundtone, welcher nach HELMHOLTZS Messungen nur 19,5 Schwingungen in der Sekunde macht, sondern etwa dem ersten Obertone desselben von 36—40 Schwingungen. Eben dieser letztere Ton ist es auch, welcher dem von unsern eignen willkürlich kontrahierten Muskeln hervorgebrachten hörbaren Geräusche zu Grunde liegt (WOLLASTON, HAUGHTON, HELMHOLTZ [3]). Da derselbe indessen seiner Höhe nach von dem Spannungszustande unsres Trommelfells abhängig ist, so folgt, dafs wir ihn nur als einen durch die Vibrationen des zuckenden Muskels ausgelösten

[1] HELMHOLTZ, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin* 1864. p. 307; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 766.
[2] LOVÉN, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 363. — WEDENSKII, ebenda 1883. p. 310 (321).
[3] S HAUGHTON. *Outlines of a new theory of muscul. action.* London 1863

Resonanzton unsres eignen Ohres anzusehen haben (HELMHOLTZ)[1]. Der nicht vernehmbare Eigenton willkürlich kontrahierter menschlicher Muskeln hat die gleiche niedere Schwingungszahl, welche den vom Rückenmark aus tetanisierten tierischen Muskeln eigen ist, wie man für beide Fälle nach HELMHOLTZ dadurch feststellen kann, dafs man die Vibrationen der betreffenden Muskeln in passender Weise auf federnde Körper überträgt und ausprobiert, welche Schwingungsperiode den letzteren eigentümlich zukommen mufs, damit sie durch den thätigen Muskel in das Maximum der Mitschwingung versetzt werden. An willkürlich kontrahierten oder im Strychninkrampf begriffenen Krötenmuskeln hat LOVÉN mittels des Kapillarelektrometers die Zahl der den verschmolzenen Einzelzuckungen entsprechenden elektrischen Stromschwankungen dagegen auf 8 pro Sekunde bestimmt.

Die Frage, auf welchen Formveränderungen der histologischen Elemente des Muskels, der Primitivbündel und weiter der Primitivfibrillen und deren letzten Elementarteilchen die allgemeine Gestaltveränderung des thätigen Gesamtmuskels, d. h. die unmittelbar wahrnehmbare Verkürzung des Längsdurchmessers und Zunahme des Dickendurchmessers beruht, ist durch mikroskopische Untersuchung zu beantworten. Das Mikroskop entscheidet, ob die Fasern durch wellen- oder zickzackförmige Beugung oder durch geradlinige Verkürzung bei zunehmendem Querschnitt das Kürzer- und Dickerwerden des Muskels verursachen. So unwahrscheinlich von vornherein das erstere Verhalten, eine Beugung der Muskelfasern, erscheinen mufs, wenn man bedenkt, welche beträchtliche Zugkraft der Muskel bei der Verkürzung ausübt, wie grofse Gewichte, welche seine Biegungen auszugleichen streben müssen, er zu heben vermag, so glaubten dennoch PRÉVOST und DUMAS[2] durch direkte Beobachtung unter dem Mikroskop die schon von älteren Autoren mehrfach behauptete Zickzackbeugung der Primitivbündel bei der Kontraktion erwiesen zu haben. Diese Lehre, welche trotz einiger, zur völligen Widerlegung derselben freilich ungenügenden Einsprüche fast allgemeine Geltung erlangt hatte und durch Autoritäten, wie R. WAGNER, HENLE, VALENTIN, auf Wiederholung der Versuche hin verteidigt wurde, ist zuerst durch ED. WEBER[3] für immer beseitigt, die geradlinige Verkürzung zur Evidenz bewiesen worden.

WEBER hat gezeigt, dafs die richtige Beobachtung, auf welcher PRÉVOSTS und DUMAS' Lehre fufst, von ihnen und ihren Anhängern falsch gedeutet worden ist, dafs die Zickzackbiegungen, welche die Muskelfasern nach momentaner Zuckung unter dem Mikroskope zeigen, nicht der Ausdruck der lebendigen Kontraktion, sondern der auf die Kontraktion folgenden Erschlaffung sind, ihre Bildung aber auf sehr einfache mechanische Ursachen zurückzuführen ist. Bringt man einen dünnen Muskel eines eben getöteten Tieres (am besten einen dünnen Hautmuskel oder den Mylohyoideus des Frosches) unter das Mikroskop, und versetzt ihn durch Hindurchleiten eines unterbrochenen elektrischen Stromes in

[1] HELMHOLTZ, *Verhandl. d. naturhist.-medicin. Vereins in Heidelberg* 1867. Bd. IV. p. 88 u. 161.
[2] PRÉVOST u. DUMAS, *Journ. de Physiol.* 1823. T. III. p. 301.
[3] ED. WEBER, R. WAGNERS *Hdwrtb. d. Physiol.* Bd. III. 2. Abth. p. 54. Vgl. auch ALLEN THOMPSON bei BOWMAN, *Philosophical Transact.* 1840. P. 2. p. 487.

anhaltende tetanische Kontraktion, so sieht man im Moment des Beginnes der Reizung die vorher geschlängelten oder zickzackförmig geknickten Fasern sich gerade strecken und dann, wie die Annäherung ihrer Enden zeigt, sich verkürzen. Die Fasern bleiben völlig gerade gestreckt, solange der Reiz anhält, im Moment aber, in welchem die Reizung aufhört, „beugen sich, wie mit einem Zauberschlage, die Fasern auf eine ganz regelmäfsige Weise" so, wie es PRÉVOST und DUMAS beschrieben und abgebildet haben, „in Zickzack", und behalten diese Form bei, bis erneute Einwirkung des unterbrochenen Stromes sie wieder geradestreckt u. s. f. Die Zickzackbeugung entsteht auf folgende Weise bei der Erschlaffung des Muskels. Die Enden der Fasern sind durch die Verkürzung einander genähert worden; hört die Thätigkeit auf, so verlängern sich die Fasern wieder, die Friktion auf der Glasplatte verhindert aber, dafs die genäherten Enden wieder so weit auseinander geschoben werden, dafs die verlängerte Faser geradlinig zwischen ihnen Platz findet; die notwendige Folge davon ist, dafs die Faser, um die zu geringe Distanz der Enden auszufüllen, sich krümmen, zickzackförmig beugen mufs. PRÉVOST und DUMAS hatten die Muskeln nur in momentane Zuckung versetzt, wegen der Schnelligkeit des Vorganges aber die Geradestreckung der Fasern während derselben übersehen und die unmittelbar folgende Beugung als Erscheinung der Kontraktion gedeutet. Hängt man an die beiden Enden des Muskels kleine spannende Gewichte, so entstehen keine Zickzackbeugungen bei der Erschlaffung, weil die Enden der unthätigen Fasern durch die Gewichte auseinander gezogen werden.

Zuverlässige Angaben über das Verhalten der hellen isotropen und der dunklen anisotropen Querscheiben des Muskelprimitivbündels während der Kontraktion verdanken wir namentlich ENGELMANN.[1] Seine Beobachtungen wurden an Muskelfasern (von Insekten) angestellt, welche im Augenblicke ihrer Verkürzung durch Übergiefsen mit $^1/_2$—2prozentiger Überosmiumsäure oder 50—60prozentigem Alkohol getötet worden waren und die in ihnen ablaufende erstarrte Kontraktionswelle deutlich unter dem Mikroskope erkennen liefsen. Letztere erscheint in Gestalt einer spindelförmigen Anschwellung, deren Mitte von den auf dem Höhepunkt ihrer Thätigkeit angelangten Muskelteilen eingenommen, deren eines Ende von schon zur Ruhe zurückkehrenden, deren andres von zur Thätigkeit übergehenden Muskelelementen gebildet wird. Das Ergebnis der ENGELMANNschen Untersuchungen war, dafs die isotropen Schichten mit wachsender Verkürzung undurchsichtiger und fester, die anisotropen durchsichtiger und weicher werden, und ferner, dafs die isotropen Schichten während der Kontraktion an Volumen verlieren, die anisotropen an Volumen um fast genau ebensoviel gewinnen.

ENGELMANN schliefst hieraus, dafs die anisotrope Substanz bei der Thätigkeit des Muskels durch Wasseraufnahme aus der isotropen quelle, der physiologische Vorgang der Muskelkontraktion mithin als ein Quellungsphänomen zu bezeichnen sei, bei welchem zeitweilig eine anderweitige Verteilung des im Muskel enthaltenen Wassers stattfinde.

[1] ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 33 u. 155.

ENGELMANN glaubt aus den von ihm beobachteten Veränderungen der anisotropen Substanz weiter noch folgern zu dürfen, daſs dieselbe bei der Kontraktion allein aktiv beteiligt sei und daher auch allein den Namen der kontraktilen Substanz verdiene. Wir können dieser Ansicht um so weniger beipflichten, als bei dem jetzigen Standpunkte unsres Wissens der gleiche Ausspruch auch für die isotrope Substanz gerechtfertigt werden könnte, sofern man nur die in derselben während der Kontraktion ablaufenden Vorgänge einseitig betonen und als aktive Schrumpfungserscheinungen bezeichnen wollte.

VERÄNDERUNGEN DER PHYSIKALISCHEN EIGENSCHAFTEN DES MUSKELS BEI DER THÄTIGKEIT.

§ 79.

Das physikalische Verhalten des Muskels erleidet, sobald er in Kontraktion gerät, in mehrfachen Beziehungen wesentliche Veränderungen.

Die den thätigen Zustand des Muskels begleitende Änderung seines elektromotorischen Verhaltens haben wir oben bereits ausführlich erläutert und gesehen, daſs dieselbe in einer diskontinuierlichen negativen Schwankung des in der Ruhe stetig vorhandenen Muskelstromes besteht. Eine zweite wichtige Änderung erleidet die Elastizität des Muskels während der Thätigkeit. ED. WEBER hat aus seinen trefflichen, für die Muskelphysiologie bahnbrechenden Untersuchungen den Satz abgeleitet, daſs der Muskel im thätigen Zustand dehnbarer, seine Elastizität geringer wird. Während man früher aus der Beobachtung der Muskeln am lebenden Körper bei der Beugung und Streckung der Glieder schlieſsen zu müssen glaubte, daſs der Muskel durch die Kontraktion härter werde, hat WEBER gezeigt, daſs er im Gegenteil weicher wird, die scheinbare Härte aber die Spannung ist, in welche die Muskelfasern geraten, wenn ihre Verkürzung Widerstand erfährt, wie z. B. wenn Antagonisten gleichzeitig in Thätigkeit geraten und sich entgegen arbeiten. Ein ausgeschnittener Muskel fühlt sich bei der Verkürzung nicht hart an.

Der leistungsfähige „lebende" Muskel besitzt im ruhenden Zustande eine geringe, aber sehr vollkommene Elastizität, d. h. er leistet der Ausdehnung geringen Widerstand, kehrt aber selbst nach beträchtlicher Ausdehnung zu seiner natürlichen Länge zurück. Sobald der Tod des Muskels erfolgt, derselbe also in den Zustand der Starre getreten ist, nimmt seine Elastizität, wie unten genauer zu besprechen ist, in hohem Grade zu, d. h. er leistet der Ausdehnung beträchtlichen Widerstand, und reiſst bei dessen gewaltsamer Überwindung leicht, oder bleibt, wenn er ohne Zerreiſsung ausgedehnt ist, dauernd verlängert. Bei allen Muskeln unsres Körpers ist die Entfernung ihrer Ansatzpunkte gröſser, als die natürliche Länge des ausgeschnittenen Muskels beträgt; es befindet sich daher jeder Muskel im unthätigen Zustande in einem gewissen ge-

ringen Grade von Dehnung und Spannung. Den einfachsten Beweis dafür gibt das Zurückweichen der Muskelenden, welches ohne lebendige Kontraktion jedesmal bei Durchschneidung der Sehne am lebenden Körper eintritt. Dafs die durch den bestehenden geringen Dehnungsgrad gesetzten elastischen Kräfte keine Bewegung der Glieder hervorbringen, begreift sich aus der allerorts vorgenommenen Gegenüberstellung antagonistisch wirksamer Muskeln, Streckern und Beugern u. s. w., deren elastische Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Dafs die gespannten Muskeln der Bewegung der Glieder keinen irgend beträchtlichen Widerstand entgegensetzen und dafs, wie WEBER hervorhebt, das Bein am lebenden Körper trotz der über die Gelenke gespannten Muskelmassen fast in demselben Tempo als Pendel schwingt, wie das tote Bein nach Entfernung der Muskeln, ist Folge der geringen Elastizität der Muskeln; die Spannung macht dieselben nur fähig und bereit, ihre Enden in jedem Augenblicke unter dem erregenden Einflusse der Nerven durch Verkürzung ihrer Länge zu nähern, ohne erst einen Teil der Kontraktion zur Geradestreckung und Ausgleichung von Falten verwenden zu müssen.

Die elastischen Kräfte des unthätigen Muskels wachsen nach WEBER[1] beträchtlich mit der zunehmenden Ausdehnung; je weiter ein Muskel ausgedehnt ist, desto beträchtlichere Kräfte gehören dazu, ihn um einen gewissen Bruchteil der Länge weiter auszudehnen. So fand ED. WEBER z. B., dafs ein Froschmuskel von 24,95 mm natürlicher Länge durch 1 g Belastung um 5,05 mm ausgedehnt wurde, bei allmählicher Vermehrung der Belastung um je 1 g nur um 2,3, 1,15, 0,72, 0,43 mm, so dafs also seine Ausdehnbarkeit bei der Belastung mit 1, 2, 3, 4, 5 g sich verhielt wie 0,183, 0,0783, 0,0350, 0,0213, 0,0152. Eine etwas geringere Abnahme der Dehnbarkeit mit der steigenden Belastung fand WERTHEIM.[2] WUNDT[3] erklärte diese Differenz zwischen WEBER und WERTHEIM und die gefundene Zunahme der Elastizität bei höheren Belastungen überhaupt aus Fehlern der Methode, aus Veränderungen, welche der ausgeschnittene Muskel nach dem Tode während der Elastizitätsversuche selbst erleidet. Er fand, dafs bei ganz frischen Muskeln in der ersten Zeit nach der Ausschneidung innerhalb niedriger Grenzen die durch Gewichte bewirkten Verlängerungen den Gewichten ziemlich genau proportional sind. In noch höherem Grade zeigte sich diese Proportionalität an Muskeln, welche am lebenden Tiere in unversehrter Verbindung mit ihren Gefäfsen und Nerven geprüft wurden; zugleich fand WUNDT, dafs die Muskeln des lebenden Tieres etwa um 1/5 dehnbarer, ihre Elastizität also um ebensoviel geringer als die der ausgeschnittenen Muskeln ist. Steigt man mit der Belastung allmählich von kleineren zu hohen Gewichten und wirken letztere längere Zeit auf den Muskel ein, so ändern letztere nach WUNDT die Elastizität dauernd. Aufserdem bemerkt WUNDT, dafs die Resultate der mit höheren Belastungen angestellten Versuche durch die Einmischung der sogenannten (W. WEBER) „elastischen Nachwirkung“ und der bleibenden Dehnungen, welche sie erzeugen, unsicher werden. Wir haben diese Differenz zwischen den Angaben WEBERS und WUNDTS bereits früher bei der Betrachtung der Elastizitätsverhältnisse der Blutgefäfswände (Bd. I. p. 88) besprochen, haben darauf aufmerksam gemacht, dafs auch in WUNDTS Versuchen die un-

[1] ED. WEBER, R. WAGNERS *Hdwörtb. d. Physiol.* Bd. III. 2. Abth. p. 54 u. 100.
[2] WERTHEIM, *Annales de Chimie et de Physique.* III. Sér. 1847. T. XXI. p. 385.
[3] WUNDT, *Die Lehre von d. Muskelbewegung.* Braunschweig 1858. p. 32.

gefähre Proportionalität zwischen Ausdehnung und dehnenden Gewichten nur innerhalb ziemlich enger Grenzen der Belastung sich zeigt, während bei höherer Belastung auch in seinen Versuchen eine sehr beträchtliche, von ihm durchaus nicht befriedigend mit dem allgemeinen Elastizitätsgesetz in Einklang gebrachte Abnahme der Dehnbarkeit mit der steigenden Belastung deutlich hervortritt, und haben ferner erwähnt, daſs auch VOLKMANN bei Wiederholung der Versuche nach einer neuen Methode zu Resultaten gelangt ist, welche im allgemeinen WEBERS und WERTHEIMS Angaben gegen WUNDT bestätigen.

Sobald der Muskel in Thätigkeit gerät, ändert sich seine Elastizität in beträchtlichem Grade. ED. WEBER bestimmte die Elastizität und Ausdehnbarkeit des thätigen Muskels aus den verschieden groſsen Längenmaſsen, welche derselbe annahm, wenn er noch im Ruhezustande mit bestimmten in jedem Einzelfalle verschieden schweren Gewichten belastet, durch eine Reihe von Induktionsschlägen in Tetanus versetzt wurde. Zu den Versuchen diente ausnahmslos der *musculus hyoglossus* des Frosches, welcher an seinem oberen Ende mittels der Glottis an einem Häkchen vor einer Skala senkrecht aufgehangen wurde, während sein unteres Ende, der dickste Teil der Zungenwurzel, ein zweites Häkchen trug, welches zur Befestigung einer Wagschale und der auf letzterer ruhenden Belastungsgewichte bestimmt war, zugleich aber das Ende der einen Elektrode des Magnetelektromotors repräsentierte, dessen andre Elektrode zu dem oberen Fixierungshaken des Muskels ging. Die Länge des Muskels unter den verschiedenen Bedingungzn gab ein durch das untere Ende des Muskels gezogener vor der Skala horizontal ausgespannter Kokonfaden an, dessen Stand aus einiger Entfernung mittels eines Fernrohrs beobachtet wurde.[1] Eine zweite Methode, mittels welcher ED. WEBER die Elastizität des thätigen und unthätigen Muskels verglich, bestand in der Messung der Schwingungsdauer der Muskeln, nachdem dieselben in rotierende Schwingungen um ihre Längsachse versetzt worden waren. Nach bekannten Gesetzen ist diese Schwingungsdauer um so beträchtlicher, je geringer die Elastizität.

Die Ausdehnbarkeit des Muskels wird nach WEBER auf folgende Weise berechnet. Belastet man einen thätigen oder unthätigen Muskel zuerst mit 5 und dann mit 10 g, so gibt die Differenz seiner Längen bei 5 oder bei 10 g Belastung die Verlängerung, welche er in jedem Falle durch eine Vermehrung der Belastung um 5 g erfuhr. Dividiert man diese Verlängerung durch das Mittel der Längen bei 5 und 10 g Belastung, so erhält man die Verlängerung in Teilen der mittleren Länge des Muskels ausgedrückt, und dividiert man nochmals durch die Differenz der dehnenden Gewichte = 5, so erhält man die Verlängerung des Muskels für 1 g Belastungszunahme oder das Maſs seiner Ausdehnbarkeit unter diesen Verhältnissen. Ist L die Länge des Muskels bei 5 g, L' die Länge bei 10 g, so ist $\frac{2}{5}\,\frac{L'-L}{L'+L}$ das Maſs der Ausdehnbarkeit des Muskels bei einer mittleren Belastung von $\frac{10+5}{2} = 7{,}5$ g. Setzen wir L = 41 mm, L' = 42,45 mm, so ist die Ausdehnbarkeit des Muskels folglich = 0,00695.

---

[1] ED. WEBER, a. a. O. p. 69.

Es ergab sich, übereinstimmend auf beiden Versuchswegen, dafs derselbe Muskel im thätigen Zustande unter allen Umständen eine weit geringere Elastizität, also eine gröfsere Ausdehnbarkeit besitzt, als im unthätigen Zustande, dafs die Elastizität des thätigen Muskels bei wiederholten Kontraktionen noch mehr herabgesetzt, derselbe durch die Ermüdung noch weit dehnbarer wird, während die Elastizität des unthätigen Muskels durch die Ermüdung nicht erheblich geändert wird. So verhielt sich in einer Versuchsreihe von WEBER die Ausdehnbarkeit des unthätigen zu der des thätigen Muskels im Anfang der Versuche, wo der Muskel noch möglichst kräftig war, wie 1 : 2, im 43. Kontraktionsversuche dagegen, infolge des hohen Ermüdungsgrades, wie 1 : 14. Je gröfser die Belastung des Muskels ist, desto früher tritt infolge der Ermüdung das Maximum der Ausdehnbarkeit ein, welche dann bei weiter fortgesetzten Kontraktionen wieder abnimmt. So zeigte derselbe Muskel bei 7,5 g Belastung die gröfste Ausdehnbarkeit bei der 43. Kontraktion, bei 12,5 g Belastung schon bei der 23. Kontraktion, und endlich bei 27,5 g Belastung bereits bei der 8. Bei den jedesmal folgenden Kontraktionen nahm die Dehnbarkeit wieder ab. Dieses Wieder-Abnehmen der Ausdehnbarkeit und Zunehmen der Elastizität ist die Wirkung des allmählich eintretenden Muskeltodes, des Überganges in den durch grofse Elastizität ausgezeichneten Zustand der Starre. Es geht hieraus hervor, dafs die Leistungsfähigkeit des Muskels wesentlich von dem Grad seiner Elastizität in der Thätigkeit abhängt; ein Muskel wird um so weniger leisten, ein gegebenes Gewicht bei der Thätigkeit um so weniger hoch heben, je mehr er durch dasselbe gedehnt wird, je geringer also seine elastische Kraft ist, mit welcher er in der Thätigkeit der Ausdehnung entgegenwirkt. Die Erniedrigung der Elastizität durch die Thätigkeit bedingt daher eine geringere Kraft des Muskels, als er besitzen würde, wenn seine Elastizität der des unthätigen Muskels gleich bliebe. Mit dem Grade der Ermüdung wächst diese Krafterniedrigung durch die sinkende Elastizität beträchtlich; ja es kann der Fall eintreten, dafs ein Muskel bei gewisser Belastung im thätigen Zustand länger anstatt kürzer wird. ED. WEBER hat über die physiologische Bedeutung der elastischen Kräfte des Muskels folgende Hypothese aus seinen Untersuchungen abgeleitet. Nach ihm sind es eben diese elastischen Kräfte, welche die Verkürzung des Muskels, die Formveränderung, auf welcher seine physiologische Bestimmung beruht, zustande bringen. Dem lebendigen Muskel kommen zwei wesentlich verschiedene natürliche Formen zu, die lange dünne Form, welche er im ruhenden Zustande hat, und die kurze dicke, welche er auf Erregung seiner Nerven im thätigen Zustande annimmt. Wird der thätige Zustand hervorgerufen, so sind es die dem Muskel im thätigen Zustande zukommenden elastischen Kräfte,

welche ihn in die der Thätigkeit zugehörige natürliche Form überführen; die Elastizität ist also die Kraft, welche die Bewegungen vermittelt.

Wie ersichtlich, wird in dieser ganzen Deduktion Ed. Webers nur die Wirkungsweise der im ruhenden und thätigen Zustande des Muskels verkürzend wirkenden Kräfte charakterisiert, nichts dagegen über die Beschaffenheit derselben und über diejenigen Kräfte ausgesagt, durch welche die beiden Zustände des Muskels ineinander übergeführt werden. Die Hypothese Webers ist im Grunde genommen nur eine Umschreibung gewisser Thatsachen, welche übereinstimmend lehren, dafs sich die der Dehnung Widerstand leistenden, die Verkürzung begünstigenden Kräfte sowohl im ruhenden als auch im thätigen Muskel nach Art elastischer Kräfte Geltung verschaffen, eine Anschauung, welche vor Ed. Weber bereits Schwann[1] aus der Beobachtung herleitete, dafs die Hubkraft eines kontrahierten Muskels, genau wie diejenige einer gedehnten Spiralfeder, in geradem Verhältnisse mit der Verkürzung abnimmt, sicherlich also nicht durch Anziehungskräfte bedingt sein kann, welche mit der Annäherung der sich ausdehnenden Massenteilchen nach dem umgekehrten Quadrat der Entfernung wachsen. Eine nähere Bestimmung der fraglichen Molekularkräfte ist damit freilich nicht gegeben und kann auch gegenwärtig nicht gegeben werden.

Schliefslich sei in kürze der Angriffe gedacht, welche Wundt, Volkmann und R. Heidenhain[2] gegen die Webersche Hypothese der Muskelkontraktion gerichtet haben. Die Einwendungen Volkmanns bedürfen keiner weiteren Widerlegung, da ihr Urheber selbst von ihrer Verteidigung Abstand genommen hat.[3] Heidenhains Ausstellungen sind durch A. Fick[4] als beseitigt anzusehen. Ungeprüft blieben dagegen bisher die sehr auffälligen und, wenn sie sich bestätigten sollten, mit der Weberschen Lehre nur schwer zu vereinbarenden Beobachtungen Wundts. Nach denselben soll die Elastizität des in Thätigkeit gesetzten (tetanisierten) Muskels nur dann eine Verminderung gegen die im ruhenden Zustand ihr zukommende Gröfse erfahren, wenn der Muskel durch die Thätigkeit sich wirklich verkürzt, und zwar eine um so gröfsere Verminderung, je beträchtlicher die Verkürzung ist. Dagegen soll die Elastizität ungeändert bleiben, sobald der Muskel durch entgegenwirkende äufsere Kräfte (Überlastung) verhindert wird, in der Thätigkeit seine Länge zu ändern. Hieraus zieht Wundt den Schlufs, dafs die Elastizitätsabnahme keine dem Thätigkeitszustand des Muskels an sich zukommende Molekularveränderung darstellt, sondern lediglich eine die Bewegung des Muskels begleitende, mit ihrer Gröfse zu- und abnehmende Veränderung sei. Die Entscheidung über den Wert der Wundtschen Beobachtungen steht noch aus.

---

[1] Schwann, R. Wagners *Hdwörth. d. Physiol.* Bd. III. 2. Abth. Artikel *Muskelbewegung* von Ed. Weber. p. 101 u. fg., u. J. Muellers *Hdbch. d. Physiol. d. Menschen.* 4. Aufl. Coblenz 1844. Bd. II. p. 39 u. fg.

[2] Wundt, *Die Lehre von d. Muskelbewegung.* Braunschweig 1858. p. 92. — Volkmann, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1856; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1857. p. 27; *Commentatio de elastic. muscul.* Halis 1856 (Programm); *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 215. — Vgl. dagegen: Ed. Weber, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1856. p. 167, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 506. — R. Heidenhain, *Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung u. Stoffumsatz bei d. Muskelthätigkeit.* Leipzig 1864.

[3] Volkmann, Pfluegers *Arch.* 1870. Bd. III. p. 372, u. 1873 Bd. VII. p. 1.

[4] A. Fick, *Unters. üb. Muskelarbeit.* Basel 1867.

Eine weitere physikalische Veränderung des Muskels bei der Thätigkeit besteht in der Bildung von Wärme, wie zuerst HELMHOLTZ[1] nachgewiesen hat. Die nächsten Quellen derselben sind unbekannt. Wir wissen nicht, ob und in wie weit die früher besprochenen, jede Muskelthätigkeit begleitenden chemischen Umsetzungen an der ebenfalls regelmäſsig vorhandenen Wärmeproduktion beteiligt sind, und selbst wenn hierüber Klarheit bestände, so würde der gewonnene Einblick keineswegs ausreichen, da wir durch LUDWIG und MEADE SMITH[2] erfahren haben, daſs der vom Blute durchströmte Muskel eine gröſsere Wärmemenge liefert als der blutleere, daſs also unter normalen Verhältnissen eine Beeinflussung der im Muskel ablaufenden Thätigkeitsvorgänge durch das Blut stattfindet, welche auch den Prozeſs der Wärmebildung in hervorragendem Grade berührt.

HELMHOLTZ fand, daſs die Muskeln des abgetrennten Froschschenkels bei einer 2—3 Minuten anhaltenden tetanischen Kontraktion ihre Temperatur um 0,14—0,18° C. erhöhen. Aus den Versuchen von MEADE SMITH entnehmen wir, daſs blutleere Hundemuskeln während der ersten zwei Minuten eines anhaltenden Tetanus einen Temperaturzuwachs von im maximum 0,48—0,49° C. erfahren können.

Durch Verfeinerung und Verbesserung der Untersuchungsmethode ist es R. HEIDENHAIN[3] geglückt, auch die Gröſse der Wärmebildung bei einer einmaligen Zuckung festzustellen. Seinen Angaben gemäſs schwankt dieselbe zwischen 0,001—0,005° C. und wächst und fällt analog der Säurebildung in gleichem Verhältnis mit der Arbeitsleistung (s. u. § 83).

Schon vor HELMHOLTZ hatten BECQUEREL und BRESCHET[4] auf thermoelektrischem Wege das Steigen der Temperatur im Muskel des lebenden Menschen bei der Thätigkeit dargethan. Es blieb indessen bei ihren Versuchen zweifelhaft, wieviel der gefundenen Temperaturerhöhung (0,5—1°C.) von reichlicherem Blutzufluſs, allgemeiner Erhöhung der Oxydationsprozesse u. s. w. herrührte. Alle Bedenken dieser Art muſsten indessen schwinden, als HELMHOLTZ auch am ausgeschnittenen Froschmuskel die Wärmebildung thermoelektrisch nachwies. Später hat BÉCLARD[5] von neuem Messungen am lebenden Menschen angestellt und behauptet, daſs die Temperaturerhöhung des thätigen Muskels beträchtlicher ausfalle, wenn derselbe durch antagonistische Kräfte verhindert werde, sich zu verkürzen.

Schlieſslich haben wir noch die Frage zu beantworten, ob bei der Verkürzung des Muskels sein Volumen geändert wird, ob also die Zunahme des Querschnitts genau der Abnahme des Längsdurchmessers entspricht, oder ob mit der Formveränderung eine Volumenabnahme, eine Verdichtunng des Muskels verbun-

[1] HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1848. p. 144.
[2] MEADE SMITH, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 105; ebenda. 1884. p. 261.
[4] R. HEIDENHAIN, *Mechan. Leistung, Wärmeentwickelung u. Stoffumsatz bei d. Muskelthätigkeit.* Leipzig 1864.
BECQUEREL u. BRESCHET, *Annales des sciences natur.* Zoologie. II. Sér. T. III. p. 272.
[5] BÉCLARD, *Cpt. rend.* 1860. T. L. p. 471.

den ist. Es ist vielfach für und gegen letztere gestritten worden, die genauesten, mit allen Kautelen angestellten Versuche, insbesondere von MARCHAND, ED. WEBER und VALENTIN, setzen indessen eine allerdings nur sehr unbedeutende Verdichtung außer Zweifel. Wie weit diese geringe Verdichtung auf Rechnung der Muskelsubstanz, wie weit sie auf Rechnung der in den Muskel eingewebten anderweitigen histologischen Elemente kommt, ist nicht zu entscheiden.

Zuerst hat ERMAN[1] durch genauere Versuche die Verdichtung der Muskelsubstanz zu beweisen gesucht. Er brachte ein Stück eines frisch getöteten Aals in ein mit Wasser gefülltes Cylinderglas, durch dessen Stöpsel eine enge Glasröhre und die Leitungsdrähte einer galvanischen Batterie zu dem Aalstück gingen. Bei jeder durch Schließung des Stromes erregten Zuckung der Aalmuskeln sank das Niveau des Wassers in der Kapillarröhre um einige Linien. Da diese Volumenabnahme möglicherweise von der Kompression eingeschlossener Luft herrühren konnte, weidete MARCHAND und nach ihm ED. WEBER die Tiere unter Wasser oder Milch aus und entfernte die Luft vor dem Versuch durch die Luftpumpe; dennoch zeigte sich konstant ein geringes Sinken des Niveaus bei jeder Kontraktion. Versetzte WEBER die Aalmuskeln in tetanische Kontraktion, so erhielt er eine dauernde Erniedrigung des Niveaus.

VALENTIN[2] endlich gelangte bei Anstellung ähnlicher Versuche an Fröschen zu zweifelhaften Resultaten, hat jedoch später nach Benutzung eines andren Experimentierverfahrens die Ansichten seiner Vorgänger bestätigt. Er bestimmte den Gewichtsverlust, welchen an dem Boden einer Wagschale aufgehängte Frosch- oder Murmeltiermuskeln durch Eintauchen in verdünnte Eiweißlösungen im ruhenden und im thätigen Zustande erlitten. Der Ausschlag der Wagschale ergab jedesmal eine Verringerung dieses Gewichtsverlustes während des Tetanus, also eine Zunahme des spezifischen Gewichts, welche nur durch eine Verdichtung der Muskelsubstanz bedingt sein konnte. Nach VALENTINS Messungen stieg die Eigenschwere eines Murmeltiergastrocnemius im maximum von 1,061 auf 1,062, während der Rauminhalt von 2706 auf 2704 ccm, folglich um $^1/_{1352}$ sank.

ZEITLICHER VERLAUF DER MUSKELZUCKUNG.

§ 80.

Die einfache Zuckung des im Zustand normaler Leistungsfähigkeit befindlichen quergestreiften Muskels, wie sie auf die Schwankung eines erregenden elektrischen Stromes, auf irgend einen Reiz von verschwindend kleiner Dauer eintritt, verläuft so schnell, daß es zur Bestimmung ihrer Dauer und der zeitlichen Verhältnisse verschiedener Phasen in diesem kurzen Akte, sowie der Veränderungen dieser Zeitgrößen unter verschieden Bedingungen, feinerer Hilfsmittel der Zeitmessung bedarf.

[1] ERMAN, GILBERTS *Annalen d. Physik.* 1812. Bd. LX. p. 13.

[2] VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol. d. Menschen.* 2. Aufl. Braunschweig 1847—50. Bd. II. 1. Abth. p. 62. u. MOLESCHOTTS *Unters. zur Naturl.* 1866. Bd. X. p. 265. — Vgl. auch FASCE, *Giornale delle scienze naturali ed economiche.* Palermo 1867. Bd. III. p. 144. — RICHET, *Physiol. des muscles et des nerfs.* Paris 1882. p. 41.

HELMHOLTZ[1] hat zuerst die Wichtigkeit dieser Aufgabe erkannt und sie in glücklicher Weise mittels derselben beiden Methoden gegelöst, welche ihm gestatteten die Schnelligkeit der Nervenleitung zu messen (s. Bd I. p. 659). Einerseits läſst er demnach den vertikal aufgehängten, zuckenden Muskel auf die mit gleichmäſsiger Geschwindigkeit vor demselben vorbeibewegte Fläche eines Myographions mittels eines an seinem unteren Ende befestigten horizontalen Stiftes Kurven verzeichnen, deren horizontale Abscissen der Zeit, deren vertikale Ordinaten den Verkürzungsgröſsen in jedem Moment proportional sind. Anderseits ergibt ihm bei Anwendung der oben erörterten POUILLETschen Zeitmessungsmethode die Ablenkung der Magnetnadel die Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung des Muskels durch einen momentanen, seine Substanz durchflieſsenden Induktionsschlag und dem Augenblick vergeht, in welchem die Energie des Muskels bis zu dem bestimmten Grade gewachsen ist, daſs er vermöge derselben den durch verschiedene Gewichte überlasteten Rahmen des schematischen Apparats (Fig. 69. Bd. I. p. 660) zu heben beginnt und im Moment der Hebung den zeitmessenden Strom unterbricht.

Fig. 81.

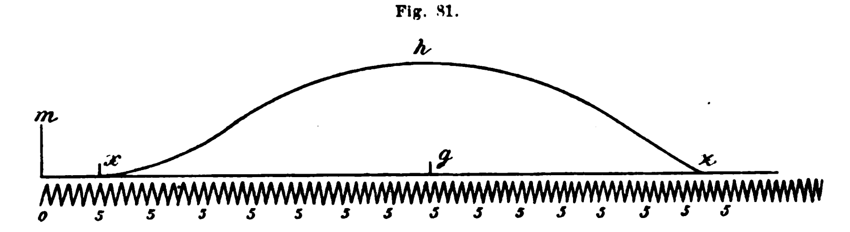
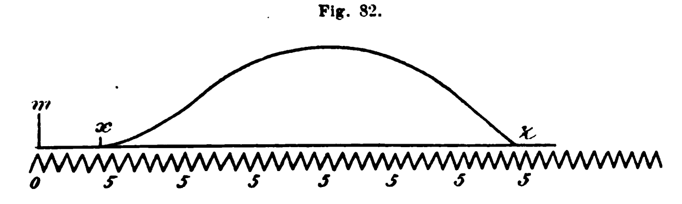


Fig. 82.



Das graphische Verfahren, welchem die beigefügten Kurven (Fig. 81, 82) ihre Entstehung verdanken, unterscheidet sich von dem durch HELMHOLTZ eingeführten nur in der einen Hinsicht, daſs die rotierende Cylinderfläche, auf welcher der zuckende Muskel zeichnete, keine gleichmäſsige Geschwindigkeit besaſs. Um das zeitliche Verhalten letzterer dennoch in jedem Augenblicke bestimmen zu können, war es also nötig, dicht unter der Schreibespitze des Muskelhebels die zweite einer Stimmgabel anzubringen und deren regelmäſsige

[1] HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 276; 1852. p. 199; *Monatsber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1854. p. 538.

hwingungen gleichzeitig mit der Kontraktionskurve zu markieren. die Zahl der Stimmgabel-Vibrationen 250 pro Sekunde betrug, drückt der lineare Abstand zwischen entsprechenden Punkten eier aufeinander folgender Wellenthäler oder -gipfel jedesmal ein itintervall von $^1/_{250}$ Sek. aus[1].

Der Versuch vollzog sich an einem ohne Verletzung seiner hnenansätze auspräparierten Froschsartorius von 35 mm Länge, lcher durch einen kräftigen Öffnungsinduktionsschlag direkt in ntraktion versetzt wurde. Die Abscisse *m z* entspricht der Zeit ischen dem im Moment *m* erfolgten Einbruch des Reizstromes in Muskel bis zu der nach Ablauf der Verkürzung in *z* wiedergetretenen Erschlaffung desselben; die dicht unterhalb der Abscisse zeichneten Stimmgabelschwingungen gestatten eine einfache Umhnung von Raum- in Zeitmaſs; die Kurve gibt die Höhen an, welche in jedem Zeitmoment das den Muskel belastende Gewicht vorliegenden Falle 9 *g*) gehoben wurde.

Wie aus der Abbildung unmittelbar hervorgeht, wendet der teigende Kurvenabschnitt anfänglich seine Konvexität nach abrts; dagegen zeigt der ganze übrige Kurvenverlauf eine nach aufrts gekehrte Konvexität. Hieraus ist zu schlieſsen, daſs die Verzung des Muskels anfänglich mit beschleunigter, später mit vererter Geschwindigkeit ihrem Maximum in *h* zustrebt, sodann aber ganzen absteigenden Kurvenabschnitt durchgehends mit verzögerter schwindigkeit abnimmt. Ferner lehrt die Betrachtung der Kurve, die Energie des Muskels sich nicht instantan im Moment *m* der izung selbst entwickelt, sondern erst bei *x*, nach Ablauf also von 2 Sek., d. i., dem von HELMHOLTZ sogenannten **Stadium der enten Reizung**, daſs sie von da ab innerhalb der Distanz *x g* ,5 Stimmgabelschwingungen entsprechend 0,138 Sek.) ihren Höhekt erreicht und endlich nach weiteren 0,13 Sek. (32,5 Stimmgabelwingungen) bei *z* völlig erlischt, im ganzen folglich auf ca. 0,26 Sek. Äuſserung gelangt.

Allen hier mitgeteilten Zahlwerten darf indessen keine absolute leutung beigelegt werden. Die Dauer einer Zuckung, An- und stieg der Zuckungskurve, latentes Reizstadium, Form der Zuckungsve variieren erheblich mit der Belastung des zuckenden Muskels, iem Ernährungs- und Ermüdungszustande, bei verschiedenen Musn desselben Tieres[2] und den entsprechenden von verschiedenen rarten. In der zum Vergleich beigegebenen Zuckungskurve des strocnemius vom Frosche z. B. findet man das latente Reizlium (*mx*) auf 0,016 Sek. die Zuckungsdauer (*x z*) auf 0,12 Sek.

---

[1] Eine genaue Beschreibung des von GRUENHAGEN konstruierten und als Stoſsmyographion chneten Apparats s. *Schriften d. physikal.-ökonom. Ges. zu Königsberg i. Pr.* 1883. Bd. XXIV. 5.

[2] Vgl. RANVIER, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1874. II. Sér. T. I. p. 5. — KRONECKER IRLING, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 1. — ROLLETT, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. Bd. LXXXIX. p. 346.

herabgemindert. Der Muskel war vollständig frisch, seine Länge betrug 27 mm, seine Belastung 27 g. Nach den Bestimmungen von HELMHOLTZ währt die Gastrocnemius-Kontraktion etwa 0,1 Sek., das latente Reizstadium derselben 0,01 Sek.; CASH[1], welcher diese Verhältnisse auf KRONECKERS Anregung einer sehr eingehenden Prüfung unterzog, gibt die normale Kontraktionsdauer des Gastrocnemius auf 0,12 Sek., diejenige desselben Muskels bei Märzfröschen auf 0,4—0,5 Sek. an. An dem Scherenmuskel des Flufskrebses fand RICHET[2] die Gesamtdauer der Verkürzung im Winter = 1,65—1,7 Sek., im Sommer = 0,16—0,2 Sek.

Einen sehr eigenartigen Einflufs übt die Ermüdung nach öfters wiederholten Reizungen auf die Gestalt der Zuckungskurve aus. Nicht nur wächst das latente Reizstadium, sondern es verliert dieselbe dabei mehr und mehr an Höhe, überspannt dagegen gröfsere Abscissenlängen. Trotz geringerer Kontraktionshöhe bedarf der ermüdete Muskel also längerer Zeit, um sämtliche zwischen Beginn der Reizung und Ende der Verkürzung liegenden Phasen seiner Thätigkeit durchzumachen, als der noch frische, im Vollbesitz seiner Kraft befindliche.[3] Der wahre Zeitwert der einzelnen Kontraktionsstadien ist daher immer nur an Muskeln festzustellen, welche mit äufserster Schonung auspräpariert oder gar nach dem Vorgange von PLACE[4] in Zusammenhang belassen wurden mit dem lebenden Körper. Und dementsprechend sehen wir denn auch speziell das Zeitmafs des latenten Reizstadiums bei steigender Beachtung der nach und nach erkannten Fehlerquellen sich mehr und mehr verkleinern und schliefslich von 0,01 Sek. bis auf 0,003—0,004 Sek. herabsinken.[5]

Die erörterte graphische Messungsmethode des zeitlichen Verlaufes der Zuckung kann indessen keine absolut genauen Resultate geben, da, wie HELMHOLTZ sich überzeugte, der Einflufs der Reibung, welche in den Teilen des Apparates und im Inneren des Muskels stattfindet, nicht gänzlich zu eliminieren ist, und da ferner der zuckende Muskel dem Zeichenhebel offenbar eine Wurfbewegung erteilt[6], welche der Muskelbewegung nicht zu allen Zeiten gleichlaufen kann, sondern sie namentlich auf dem Höhepunkt der Kontraktion überholen mufs. Man hat den letzterwähnten Übelstand dadurch zu beseitigen versucht, dafs man den Zeichenhebel mit einer elastischen Feder verband[7], welche durch den Zug des sich verkürzenden Muskels gespannt werden mufste. Ganz fehlerfreie Re-

---

[1] CASH, *Arch. f. Physiol.* 1880. Supplbd. p. 147.

[2] C. RICHET, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* II. Sér. 1879. T. VI. p. 262 u. 522; *Physiol. des muscles et des nerfs.* Paris 1882. p. 61 u. fg.

[3] Vgl. aufser HELMHOLTZ a. a. O. LAMANSKY, *Studien d. physiol. Instit. zu Breslau.* 1868. 4. Heft. p. 146. — VOLKMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1870. Bd. III. p. 372.

[4] F. PLACE, *Nederlandsch Arkief voor Genees- en Natuurkunde.* 1878. Bd. III. p. 177.

[5] GAD, *Arch. f. Physiol.* 1879. p. 250. — MENDELSSOHN. *Cpt. rend.* 1879. T. LXXXIX. p. 367. — CH. RICHET. a. a. O.

[6] FICK, *Unters. über Muskelarb.* 1867.

[7] MAREY, *Du mouvement dans les fonctions de la vie.* Paris 1868. p. 225 u. 403. — KRONECKER u. HALL, *Arch. f. Physiol.* 1879. p. 11 (29).

ıltate lassen sich jedoch auch unter diesen Umständen nicht er-
elen, wohl aber mindestens sehr annähernd genaue bei Anwendung
r POUILLETschen Zeitmessungsmethode mit Hilfe des Bd. I. p. 660
hematisch dargestellten Apparates. HELMHOLTZ leitete durch den
ıfgehängten Muskel jedesmal einen so starken Öffnungsschlag, dafs
dadurch in das Maximum der Erregung versetzt wurde. Die
pannung des ruhenden Muskels wurde in allen Fällen allein durch
s Gewicht des auf einer Unterlage ruhenden Zeichenhebels bewirkt.
er thätige Muskel hatte entweder ebenfalls das gleiche Gewicht zu
agen, oder es war der gestützte Hebel verschieden stark beschwert —
berlastet — worden, und der Muskel hatte folglich während
einer Kontraktion gröfsere Lasten zu tragen. Mit dem er-
genden Öffnungsschlage wurde der zeitmessende Strom geschlossen
nd in dem Moment geöffnet, wo die Energie des Muskels bis zu
em Grade gestiegen war, dafs sie, der entgegenwirkenden Kraft des
ewichtes gewachsen, die Abhebung der Spitze von der Queck-
lberoberfläche durch Verkürzung bewirkte. Wir setzen zur Ver-
eutlichung der Resultate einige von HELMHOLTZ gefundene Zahlen
ierher. Die Zahlen der Tabelle bedeuten die Nummer des Ver-
ıches an einem und demselben Muskel, die Überlastung in Grammen,
nd die Gröfse des Magnetausschlages, welche dem zu messenden
eitraume zwischen Reizung und Eintritt des nötigen Energiegrades
roportional ist.

No.	Über-lastung.	Ausschlag.	No.	Über-lastung.	Ausschlag.	No.	Über-lastung.	Ausschlag.
1	0	46,87	17	0	35,25	18	0	38,50
3	80	68,46	15	80	65,92	20	80	81,45
5	160	80,99	13	160	88,85	22	140	119,85
7	240	116,60	11	240	120,16			
39	300	148,35						

Das wichtigste Resultat der Versuche ist, dafs die Vermehrung
er Überlastung des Muskels die Zeit vergröfsert, welche durch den
trom gemessen wird, dafs also der Muskel zur Entwickelung der
öheren Energiegrade längere Zeit braucht, als zur Entwickelung der
iederen, dafs also die Energie nicht mit einem Male im Maximum
ıftritt, sondern allmählich ansteigt. HELMHOLTZ berechnete die
)ifferenzen der Zeit, welche sich bei nur zu 40 g steigender Über-
ıstung ergaben, und fand das von der Kurve schon ausgesprochene
Resultat bestätigt, dafs die Kraft des Muskels anfangs mit steigender,
ann mit ziemlich gleichförmiger und endlich mit abnehmender Ge-
chwindigkeit zu ihrem Maximum ansteigt. Die zunehmende Er-
müdung des Muskels ändert dieses Verhältnis. Die Versuche 1, 17
nd 18 lehren ferner, was wir schon aus dem horizontalen Anfangs-
tück der Kurve erschlossen hatten, dafs die Energie sich erst eine

meſsbare Zeit, Stadium der latenten Reizung, nach der Reizung entwickelt, da auch bei fehlender Überlastung ein kleiner Zeitraum bis zur Unterbrechung des zeitmessenden Stromes verfloſs. Wird der Muskel vor der Zuckung mehr gespannt (durch Vermehrung der Last des Apparates, den er trägt), so erreicht seine Energie den Grad, der zur Hebung einer bestimmten Überlastung erforderlich ist, später, als vorher. Genau denselben Erfolg bringt, wie vorhin schon angegeben, die zunehmende Erschöpfung des Muskels hervor, denselben die allmähliche Verminderung der erregenden elektrischen Stöſse unter diejenige Gröſse, welche das Maximum der Erregung bedingt.

Die auffallenden Veränderungen, welche das physiologische Verhalten des Nerven in mehrfacher Beziehung unter dem Einfluſs eines konstanten elektrischen Stromes erleidet, forderten zu einer vergleichenden Prüfung des Muskels im polarisierten Zustande auf. Die wichtigsten Aufgaben, welche sich in betreff der Zeitverhältnisse der Thätigkeit des polarisierten Muskels stellten, hat v. Bezold [1] mit Hilfe des Myographions gelöst. Um die Frage zu entscheiden, ob sich der Verlauf der Zuckung einer Muskelstrecke ändert, während sie von einem elektrischen Strome durchflossen wird, schaltete v. Bezold den am Zeichenrahmen des Myographions aufgehängten Muskel in den Kreis einer konstanten Kette, welcher zugleich die sekundäre Spirale des Magnetelektromotors enthielt, ein, und reizte ihn durch den Öffnungsschlag des letzteren einmal, während der konstante Strom geöffnet war, und dann während derselbe geschlossen war, so daſs sich dieselbe reizende Induktionsschwankung im ersten Fall von der Dichtigkeit 0 aus, im zweiten von der bestimmten (durch ein Rheochord abstufbaren) Dichtigkeit des den Muskel durchflieſsenden Stromes aus ergoſs, mit andern Worten im ersten Fall der Reiz auf den unpolarisierten, im zweiten Fall auf den polarisierten Muskel wirkte. Es ergab sich, daſs weder das Stadium der latenten Reizung noch der weitere zeitliche Verlauf der Muskelzuckung durch die Polarisation eine Änderung erlitt. In gleicher Weise zeigte sich keine Änderung dieser Zeitverhältnisse in der Thätigkeit einer bestimmten durch einen Induktionsschlag erregten Muskelstrecke, wenn eine damit zusammenhängende benachbarte Muskelstrecke durch einen konstanten Strom polarisiert wurde, ebensowenig trat ferner eine Änderung ein, wenn der zu dem Muskel gehende motorische Nerv polarisiert wurde.

Anders gestalten sich dagegen die zeitlichen Verhältnisse der Muskelthätigkeit, wenn dieselben, anstatt durch einen momentanen Öffnungsinduktionsschlag, durch Schlieſsung und Öffnung eines durch den Muskel geschickten Kettenstromes von verschiedener Stärke ausgelöst wird. Die Frage nach dem Gesetz der Muskel-

[1] v. Bezold, *Unters. üb. d. elektr. Erregung d. Nerven u. Muskeln.* Leipzig 1861.

erregung durch den Kettenstrom werden wir unten besonders erörtern; hier interessieren uns nur die Zeitverhältnisse der durch denselben erzeugten Thätigkeit. WUNDT[1] hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daſs der Muskel bei direkter Reizung durch einen schwachen konstanten Strom nach dem Ablauf der Schlieſsungszuckung nicht vollständig zu seiner natürlichen Länge zurückkehrt, sondern in einem geringen allerdings nur mikroskopisch wahrnehmbaren Grade bleibender Verkürzung verharrt, während er vom Strome durchflossen wird. Öffnet man den Strom nach kurzer Schlieſsungsdauer, während der verkürzte Zustand noch besteht, so nimmt der Muskel entweder, wenn die Öffnungszuckung ausbleibt, unmittelbar, oder, wenn eine solche erfolgt, nach deren Ablauf seine natürliche Länge wieder an. Schickt man den Strom sehr lange Zeit durch den Muskel, so verkürzt er sich nach WUNDT bei der Öffnung langsam um eine geringe Gröſse und nimmt bei erneuter Schlieſsung seine natürliche Länge wieder an. v. BEZOLD hat am Myographion diese Beobachtungen WUNDTs bestätigt und erweitert. Nach ihm ist jede von einem Kettenstrom erzeugte Schlieſsungs- und Öffnungszuckung tetanisch; man kann jedoch Zweifel hegen (FUNKE), ob es sich hier nicht etwa um einen nur scheinbaren Tetanus handelt, bei welchem ihrem Wesen nach einfache Zuckungen sich nur ähnlich wie die idiomuskuläre Kontraktion über sehr lange Zeiträume ausdehnen, oder um einen wahren, wie er durch unterbrochene Ströme erzeugt wird, wonach also jene fraglichen Zuckungen nur scheinbar einfache, in Wirklichkeit aber aus einer verschmolzenen Reihe von Einzelzuckungen zusammengesetzt wären. Möglicherweise sind beide Thätigkeitsformen kombiniert, d. h. bei der Schlieſsung folgt der durch die Dichtigkeitsschwankung erzeugten einfachen Schlieſsungszuckung ein dauernder schwacher Tetanus nach, den der konstante Strom als solcher, wie bei dem Nerven, erzeugt, während die anhaltende Kontraktion bei der Öffnung vielleicht auf dieselben Verhältnisse wie der RITTERsche Öffnungstetanus vom Nerven aus zurückzuführen ist. Von Belang für die schlieſsliche Entscheidung dürfte es jedenfalls sein, daſs Dauerkontraktionen von der erwähnten Beschaffenheit, welche übrigens nicht etwa die Bedeutung von Übergangszuständen zur Totenstarre[2] besitzen, sondern Thätigkeitszustände von eigentümlicher Natur darstellen, auch als Nachwirkungen von Induktionsreizungen auftreten können, und zwar nicht bloſs bei direkter Muskelreizung, sondern auch bei Auslösung der Muskelthätigkeit vom Nerven aus.

Zustände dieser Art, deren Intensität mit den Jahreszeiten und den damit im Zusammenhange stehenden Ernährungsverhältnissen

---

[1] WUNDT, *Die Lehre von d. Muskelbewegung.* Braunschweig 1858. p. 121 u. 140

[2] L. HERMANN, *Hdbch. d. Physiol.* 1879. Bd. I. 1. p. 251.

wechselt, besonders hochgradig zur Frühlingszeit (Märzfrösche) entwickelt ist, sind von verschiedenen Beobachtern beschrieben und seit TIEGELS Arbeiten der eigentlichen Kontraktion als **Kontraktur** gegenübergestellt worden[1].

Über die Formen der in Rede stehenden Schliefsungs- und Öffnungszuckungen hat v. BEZOLD keine speziellen Angaben gemacht, er berichtet nur, dafs die ihnen eigentümlichen Kurven im allgemeinen langsamer ansteigen als diejenigen der durch Öffnungsinduktionsschläge erzeugten Zuckungen, dafs also die Energie des Muskels langsamer von Null bis zum Maximum anschwillt; nur bei sehr starken Strömen verlief die Verkürzung mit derselben Geschwindigkeit wie bei der Induktionsreizung. Wir kommen unten noch einmal auf die Frage nach der Natur dieser Schliefsungs- und Öffnungskontraktionen des Muskels zurück. Weiter hat gleichfalls v. BEZOLD ermittelt, dafs auch das Stadium der latenten Reizung, sofern darunter die Zeit zwischen erregendem Vorgang und Beginn der Verkürzung verstanden wird, sich wesentlich anders bei Schliefsung und Öffnung von Kettenströmen als bei Induktionszuckungen verhält. Allgemein folgt dem Moment der Schliefsung oder Öffnung des Kettenstromes die Verkürzung beträchtlich langsamer nach als dem Einbruch des induzierten Stromes. Bei der Schliefsung konstanter Ströme fand v. BEZOLD das Stadium der latenten Reizung dreimal, bei der Öffnung sechsmal gröfser als bei Induktionszuckungen. Die Dauer desselben hängt von der Dichtigkeit und der Schliefsungsdauer des Stromes ab und steht zu derselben in umgekehrtem Verhältnis, so dafs es bei sehr starken Strömen oder sehr langer Schliefsungsdauer ebenso kurz wie bei Induktionszuckungen ausfällt. Die Verlängerung des in Rede stehenden Zeitraums ist nach v. BEZOLD nicht eine Verlängerung des Stadiums der latenten Reizung im engeren Sinne des Wortes, d. h. der Zeit, welche zwischen dem Moment der Erregung des Muskels selbst und dem Beginn der Verkürzung verfliefst, sondern sie rührt davon her, dafs die Erregung des Muskels nicht im Moment der Schliefsung und Öffnung des Kettenstromes eintritt. Es vergeht nach der Schliefsung eine kleine von den oben genannten Variablen abhängige Zeit, innerhalb welcher der Strom den Muskel erst vorbereitet für die Erregung, welche er erst dann auslöst, wenn er bereits mit bestimmter Dichtigkeit im Muskel strömt; ebenso vergeht nach der Öffnung eine kleine Vorbereitungszeit, ehe der reizende Antrieb, der mit der Rückkehr des Muskels vom polarisierten zum natürlichen Zustande verbunden ist, zur Wirkung gelangt. Nur bei ganz starken Strömen trifft der Moment der Erregung, wie bei

---

[1] HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 280. — KRONECKER, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1870. p. 629. — TIEGEL, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 71. — BOHR, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 283.

Induktionsschlägen, mit dem Moment der Schliefsung oder Öffnung des Stromes zusammen, und das eigentliche unter allen Verhältnissen gleich lange Stadium der latenten Reizung, der Zeitraum, welchen der eingeleitete Molekularvorgang der Muskelthätigkeit braucht, um zum sichtbaren Ausdruck zu gelangen, kommt allein am Myographion zur Erscheinung. Diese Auslegung der Thatsachen bedarf einer erneuten Prüfung, da J. KOENIG (s. Bd. I. p. 671) gezeigt hat, dafs die analoge Verzögerung der Nervenleitung bei Reizung mit schwachen konstanten Strömen wahrscheinlich auf einen langsameren Ablauf des Leitungsprozesses selbst zurückzuführen ist, und folglich auch hinsichtlich des Muskels vermutet werden darf, dafs die Ablaufsgeschwindigkeit des der eigentlichen Verkürzung vorausgehenden Vorbereitungsstadiums, BERNSTEINS sogenannter Reizwelle, in gleicher Weise von der Reizstärke abhängt. Eine Verlangsamung des muskulären Leitungsvermögens für schwache im Gegensatz zu starken Kontraktionswellen scheint übrigens direkt von BIEDERMANN [1] beobachtet worden zu sein.

Die bisherigen Erörterungen bezogen sich ausschliefslich auf den allgemeinen zeitlichen Verlauf der Muskelthätigkeit, das Resultat der gleichzeitigen oder ungleichzeitigen Thätigkeit aller durch den Reiz direkt oder indirekt zur Teilnahme veranlafsten Einzelteilchen der kontraktilen Substanz. Eine damit zusammenhängende, aber wesentlich verschiedene zweite Zeitfrage betrifft die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des muskulären Thätigkeitsvorganges aus einer primär gereizten Muskelstrecke in und durch die angrenzenden Abschnitte derselben. Dafs der Muskelsubstanz ein solches Leitungsvermögen wirklich zukommt, wurde bereits oben erörtert. AEBY [2] hat zuerst durch eine sinnreiche Anwendung der myographischen Methode die Geschwindigkeit dieser Leitung bei der einfachen Zuckung des normalen Muskels bestimmt, v. BEZOLD die Änderungen des Leitungsvermögens unter dem Einflufs gewisser äufserer Bedingungen untersucht.

Das Prinzip der AEBYschen Methode ist in kürze folgendes. Da der Muskel bei seiner Thätigkeit ebensoviel an Dicke zunimmt, als er sich verkürzt, so wird ein dem horizontal auf fester Unterlage ausgespannten Muskel irgendwo vertikal aufgesetztes Stäbchen in dem Moment gehoben, in welchem die von ihm berührte Stelle in Thätigkeit gerät und demgemäfs sich verdickt. Setzt man zwei solche Stäbchen an zwei voneinander entfernten Stellen auf, so werden sie nach einander gehoben werden, wenn die Kontraktion den Fixationspunkt des einen später als den des andren erreicht, und zwar um dasjenige Zeitintervall später, welches die Leitung der Thätigkeit durch die zwischen beiden liegende Muskelstrecke beansprucht. Um dieses Zeitintervall mefsbar zu machen, verband AEBY jedes der Stäbchen mit einem Schreibhebel des HELMHOLTZschen Myographions. Beide Zeichenstifte lagen derselben Trommel in

---

[1] BIEDERMANN, *Wiener Sitzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXIX. p. 289 (309).

[2] AEBY, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 253, 1867. p. 688, u. *Unters. üb. d. Fortpflanzungsgeschw. d. Reiz. in d. quergestreift. Muskelfaser.* Braunschweig 1862.

gleicher Höhe und in einem Abstand voneinander an, welcher genau dem Abstand der beiden Berührungsstellen der beiden Stäbchen mit dem Muskel entsprach, so dafs die bei der Ruhe des Muskels von jedem gezeichneten Abscissen zusammenfielen. Wurde nun in dem Muskel von seinem einen Ende aus durch einen elektrischen oder mechanischen Reiz eine Zuckung ausgelöst, so zeichnete jeder Stift für sich eine Kurve auf der Trommel. Wäre die Thätigkeit der beiden Berührungsstellen gleichzeitig eingetreten, so hätten die Anfangsstücke beider Kurven genau ebensoweit voneinander liegen müssen, als der Abstand der Stifte in der Ruhe betrug; so aber lagen sie um eine bestimmte mefsbare Strecke weiter auseinander, indem die Kontraktion den von der Reizstelle entfernteren Hebel später als den näheren erreichte, der Zeichenstift des ersteren also noch eine kleine Weile horizontal fortzeichnete, während der des letzteren sich bereits zu erheben begonnen hatte. Aus der gemessenen Länge des ganzen Stücks der Abscisse, um welches die Anfänge der Kurven weiter auseinander lagen als die Stifte in der Ruhe, und der Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel berechnet sich die Zeit, in welcher die Kontraktion die gemessene Strecke Muskelsubstanz zwischen den Aufsatzpunkten der beiden Stäbchen durchlief. Um die Einmischung jeder nervösen Leitung durch Beteiligung der intramuskulären Nerven auszuschliefsen, vergiftete Aeby die Frösche, deren Muskeln er verwendete, mit Pfeilgift, dessen Wirksamkeit in dieser Beziehung aus den späteren Erörterungen erhellen wird, und um die rein mechanische Übertragung der Verkürzung von einer Zeichenstelle auf die andre zu hindern, war der Versuchsmuskel in der Mitte zwischen den stromzuführenden Elektroden durch eine passende Klemme fixiert worden. Die Vergiftung erwies sich indessen insofern als unnötig, als unvergiftete Muskeln dieselben Werte für die gesuchte Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergaben wie vergiftete.

Die von Aeby aus drei Versuchsreihen berechneten Zahlenwerte ergaben eine mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion des frischen Muskels von 815,9 mm und 1264,3 mm in der Sekunde, als ungefähren Durchschnittswert also eine Geschwindigkeit von 1 m in der Sekunde. Spätere Mitteilungen Aebys[1] legen indessen die Vermutung nahe, dafs sich die von ihm benutzten Frösche in keinem sehr lebenskräftigen Zustande befunden haben können. Es dürfen somit die höheren Werte, welche Bernstein, Valentin und L. Hermann[2] als Mafs für die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle aufgestellt haben, der Wahrheit näher kommen. Hiernach wäre die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle auf ca. 3—4 m in der Sekunde anzusetzen. Da ferner die Abscisse der Verdickungskurve, welche der gereizte Muskel nach dem Aebyschen Verfahren auf dem rotierenden Cylinder des Myographions entwirft, der Zeit, welche zwischen erster Erscheinung und völligem Ablauf der Kontraktionswelle vergeht, kurz also der Kontraktionsdauer in dem zeichnenden Muskelquerschnitt entspricht, so ist aus dem Produkt derselben und der bekannten Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion auch die

[1] Aeby, Pfluegers *Arch.* 1875. Bd. X. p. 465.

[2] J. Bernstein, *Unters. üb. d. Erregungsvorgang im Nerven- u. Muskelsystem.* Heidelberg 1871. — G. Valentin, Pfluegers *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 104 u. 213. — L. Hermann, Pfluegers *Arch.* 1875. Bd. X p. 48. — Vgl. ferner J. Bernstein u. J. Steiner, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1875. p. 526 (Heft V. ausgegeben März 1876).

Wellenlänge der letzteren zu bestimmen. Legen wir unsrer Rechnung die BERNSTEINschen Versuchszahlen zu Grunde, nach welchen lie Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle im mittel 3,869 m, ihre Schwingungsdauer 0,0533—0,0984 Sekunde beträgt, so ergibt sich aus dem Produkt die Wellenlänge der Kontraktion = 206 bis 380 mm.

Mit dem allmählichen Absterben des ausgeschnittenen Muskels sinkt die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle rasch zu noch niedrigeren Werten; ebenso wird sie gleich der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenleitung durch Kälte in hohem Grade herabgesetzt; sie ändert sich dagegen nicht durch steigende Belastung les Muskels, während, wie wir oben sahen, durch dieselbe der zeitiche Verlauf der Gesamtzuckung beträchtlich verlangsamt wird. Erwähnung verdient noch, dafs die in Rede stehende Geschwindigkeit, sofern es sich um maximale Zuckungen handelt (betreffs submaximaler s. o. p. 67), von der Stärke des Reizes unabhängig ist. Rief AEBY die Kontraktion durch Reizung des Nervenstammes hervor, so trat die Verkürzung gleichzeitig in allen Teilen der ganzen Länge des Muskels ein. Reizte AEBY dagegen nur diejenigen Nervenfasern, welche ausschliefslich das eine Ende des Muskels versorgen, so zuckte zwar auch der ganze Muskel, aber die Hebel hoben sich ungleichzeitig, die Kontraktion der vom gereizten Nerven versorgten Partie ging derjenigen der andren, welche erst mittelbar von ersterer len Anstofs zur Thätigkeit zugeleitet erhielt, voraus.

Unter Umständen kann das Leitungsvermögen der Muskeln soweit verringert sein, dafs man die Kontraktionswelle in Gestalt eines sich langsam von ler Reizstelle fortbewegenden Wulstes dem Muskelbündel entlang laufen sieht. Wie bereits früher (s. o. p. 47) erwähnt wurde, begegnet man Erscheinungen lieser Art, z. B. bei der mikroskopischen Betrachtung durchsichtiger Insektenlarven (*Corethra plumicornis*) kurz vor dem durch Erstickung oder sonst irgendwie allmählich herbeigeführten Absterben derselben. Bei jeder von Zeit zu Zeit ausgelösten willkürlichen Zuckung, namentlich der Kopfmuskeln, beobachtet man in der Nähe des ebenfalls deutlich wahrnehmbaren Nervenhügels die Entstehung einer kleinen Kontraktionswelle, welche entweder gleich bei ihrem ersten Erscheinen in zwei nach entgegengesetzten Richtungen fortschreitende Hälften zerfällt oder auch sich ungeteilt nach dem einen oder dem andren Faserende hin fortpflanzt. Endlich gibt es auch Fälle, in welchen das Leitungsvermögen der Muskeln gänzlich erloschen ist, und in welchen es zwar am Orte der Reizung noch zur Bildung einer Kontraktionswelle kommt, in welchen aber der von letzterer hervorgerufene Wulst auf seine Ursprungsstätte beschränkt bleibt, um nach kürzerem oder längerem Bestehen allmählich zu verschwinden. Beobachtungen dieser Art wurden zuerst von SCHIFF an frisch getöteten, warmblütigen Tieren gemacht, als er die schon wenig erregbar gewordenen Muskeln derselben quer zur Faserrichtung mit einer stumpfen Kante (Messerrücken) strich und somit einer lokalen Reizung mechanischer Natur unterwarf. Von der irrtümlichen Voraussetzung ausgehend, dafs die eintretende Reaktion einer spezifischen Form der Muskelerregung entspreche, beschrieb er dieselbe unter einem eignen Namen als „idiomuskuläre Kontraktion.“ Bald darauf teilten E. H. WEBER, ED. WEBER und FUNKE gleiche Erfahrungen mit, welche an menschlichen Muskeln eines Enthaupteten gesammelt worden waren, zeigten jedoch, dafs sich auch in den Muskeln lebender Menschen unter analogen Ver-

hältnissen ganz identische Erscheinungen hervorrufen liefsen. Führten sie mit einer stumpfen Kante einen kräftigen Schlag quer auf den eignen Biceps oder Gastrocnemius, so erhob sich unmittelbar darauf an der geschlagenen Stelle ein durch die Haut hindurch fühlbarer Wulst, welcher sich von dem an Leichenmuskeln erhaltenen nur durch ein schnelleres Verschwinden unterschied. Der Grund, weshalb die idiomuskuläre Kontraktion SCHIFFS auch bei frischen Muskeln örtlich beschränkt bleibt, liegt darin, dafs die von dem heftigen mechanischen Reiz getroffene Muskelpartie durch denselben in hohem Grade erschöpft wird und sich dem Absterben nahe in keinem der Norm gemäfsen Molekularkonnex mit der benachbarten, lebenskräftigen Muskelsubstanz befindet. Ganz im Einklange hiermit steht denn auch, dafs die in sogenannter idiomuskulärer Kontraktion begriffene Stelle nach CZERMAK allen andern Punkten der Muskeloberfläche gegenüber eine negativ elektrische Spannung entwickelt, bezüglich des elektromotorischen Verhaltens also genau wie ein an gleichem Orte angelegter Messer- oder Scherenschnitt wirkt. Die Behauptung SCHIFFS, dafs die idiomuskuläre Kontraktion nur durch mechanische Reizung ins Leben zu rufen sei, beruht jedenfalls auf einem Irrtume. KÜHNE u. a. haben dieselbe auch unter dem Einflusse starker konstanter und induzierter Ströme eintreten sehen [1], und wahrscheinlich gehören die oben p. 65 von uns unter dem Namen der „Kontraktur“ zusammengefafsten Verkürzungsformen ebenfalls hierher.

Es erübrigt jetzt noch einen kurzen Blick auf die Untersuchungen v. BEZOLDS[2] zu werfen, welche den Einflufs der galvanischen Polarisation des Muskels auf sein Leitungsvermögen betreffen; es fragt sich, ob in gleicher Weise und nach gleichen Gesetzen wie im Nerven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Thätigkeitszustandes innerhalb und aufserhalb der von einem konstanten Strom durchflossenen Strecke verändert und zwar herabgesetzt, beziehentlich ganz aufgehoben werde. v. BEZOLD bediente sich zu seinen Versuchen des HELMHOLTZschen Myographions. Der (mit Curare vergiftete) Sartorius des Frosches wurde mit seinen zwei oberen Dritteilen unbeweglich auf einer Korkrinne befestigt, während das untere frei herabhängende Dritteil mit dem Zeichenhebel in Verbindung stand. Die befestigte obere Abteilung war von vier Elektroden, von denen zwei einem konstanten Strom, zwei der sekundären Spirale des Magnetelektromotors angehörten, überbrückt. Durch die Befestigung war die obere Abteilung zwar an der Kontraktion, nicht aber an der Leitung des Thätigkeitszustandes verhindert, so dafs eine sie selbst treffende Erregung sich ungehemmt dem freien Ende des Muskels, welches seine Verkürzung auf der Trommel des Myographions notierte, mitteilen konnte. Wurde nun durch das obere Ende des befestigten Muskelabschnitts ein Induktionsschlag geleitet in dem Moment, wo der Zeichenstift einem bestimmten Punkt der Trommel gegenüber stand, so mafs der Raum zwischen diesem Punkt und dem Anfang der vom freien Muskelende gezogenen Zuckungskurve die Zeit, welche ver-

[1] SCHIFF, MOLESCHOTTS *Unters. zur Naturlehre.* 1857. Bd. I. p. 84, u. 1858. Bd. V. p. 181; *Lehrb. d. Physiol. des Menschen.* I. Lahr 1858—59. p. 17. — WUNDT, *Die Lehre v. d. Muskelbewegung.* Braunschweig 1858. p. 238. — KÜHNE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 418 u. 604. — V. BEZOLD. *Unters. üb. d. elektr. Erregung der Nerven u. Muskeln.* Leipzig 1861. p. 247. — CZERMAK, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. II. Abth. 1857. Bd. XXIV. p. 510.

[2] V. BEZOLD, a. a. O. p. 156.

ıcht worden war für die Auslösung der Erregung in der ı Induktionsschlag getroffenen Strecke, für die Leitungszeit ch die unbewegliche Muskelpartie und endlich für die setzung des im freien Teil angelangten Erregungsvorganges in jenigen der Verkürzung. Wurde nun der Versuch *ceteris paribus* derholt, während eine zwischen dem erregten und dem freien l des Muskels befindliche Strecke von einem konstanten Strom chlossen war, so fiel das zwischen dem Moment der Reizung und ı Anfang der Kurve liegende Abscissenstück stets länger aus, es also zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn der kürzung eine längere Zeit verflossen. Da aber in den Verhält-ıen der freien Muskelpartie nichts geändert war, da, wie wir eben ehen haben, die Polarisation einer Muskelstrecke den zeitlichen lauf der Thätigkeit einer benachbarten direkt erregten Strecke ıt ändert, so konnte eine Verlängerung der Abscisse lediglich ch eine Verlängerung des für die Leitung durch die ırisierte Muskelstrecke beanspruchten Zeitteils bedingt sein. endlich bei gewisser Stärke des polarisierenden Stromes die kung ganz ausblieb, so schliefst v. BEZOLD mit vollstem Recht, ı die Leitungsgeschwindigkeit einer Muskelstrecke im arisierten Zustand herabgesetzt und bei gewisser ırke der Polarisation die Leitungsfähigkeit gänzlich gehoben wird. Während aber im Nerven die gleichsinnige änderung des Leitungsvermögens sich über die vom Strome selbst chlossene Strecke hinaus auf mehr weniger lange extrapolare ecken ausdehnt, hat v. BEZOLD durch unzweideutige Versuche iesen, dafs im Muskel die Leitungsverschlechterung aus-liefslich die intrapolare Strecke betrifft. Hier hat aber Polarisation beim Muskel dieselbe Nachwirkung wie beim ven; es stellt sich nach Öffnung des polarisierenden Stromes Leitungsfähigkeit der intrapolaren Strecke nicht momentan, sondern nählich wieder her.

VON DER REIZUNG DER MUSKELN.

§ 81.

Die Thätigkeit des Muskels in ihren verschiedenen Formen ın auf einem doppelten Wege hervorgerufen werden, einmal durch izung des mit ihm in organischem Zusammenhange stehenden torischen Nervenstammes, zweitens durch die Einwirkung gewisser serer Agenzien auf die Muskelmasse selbst.

Letztere fallen mit den allgemeinen Nervenreizen im wesent-ıen zusammen; dieselben äufseren Agenzien, Elektrizität, emische, thermische, mechanische Einwirkungen, welche n motorischen Nerven aus durch Vermittelung des in diesem fort-

gepflanzten Bewegungsvorganges die Kontraktion des Muskels auslösen, rufen seine Thätigkeit bald als Zuckung, bald als Tetanus auch bei unmittelbarer Applikation auf seine Substanz hervor. Es ist zwar die Existenz spezifischer Muskelreize, die nur den Muskel, nicht den Nerven erregen sollen, und umgekehrt spezifischer Nervenreize, die ausschliefslich auf den Nerven reizend wirken sollen, wiederholt behauptet worden; allein in allen diesen Fällen ist vorläufig nicht bestimmt zu entscheiden, ob nicht die Unwirksamkeit der ersteren auf die Nervenstämme und der letzteren auf die Muskelsubstanz lediglich durch Nebenumstände, durch unwesentliche Verschiedenheiten der Verhältnisse, unter denen sich die gleichen Angriffspunkte ihrer Wirkung im Nervenstamme selbst befinden, bedingt wird. Dasselbe gilt von den mannigfachen quantitativen Differenzen der Wirksamkeit eines und desselben Agens auf Nerven und Muskel. Von weit gröfserer Wichtigkeit müfsen dagegen Differenzen der Gesetze, nach welchen ein bestimmtes Agens auf beide Gebilde wirkt, sein, falls sich solche erweisen lassen.

Die Elektrizität steht für den Muskel wie für den Nerven obenan in der Reihe der Reize. Wie letzterer reagiert der Muskel auf jede plötzliche Dichtigkeitsschwankung eines ihn durchfliefsenden elektrischen Stromes, und zwar hängt die Stärke seiner Reaktion, die Verkürzungsgröfse von denselben Variablen ab wie die Erregung des Nerven, namentlich also von der absoluten Gröfse und der Zeitdauer der Schwankung. Schicken wir durch den Muskel einen Induktionsschlag, d. h. einen elektrischen Strom, welcher in äufserst kurzer Zeit von 0 bis zu einer bestimmten Dichtigkeit anschwillt und wieder zu 0 absinkt, so erfolgt, wenn die Induktionsschwankung ein gewisses zur Erregung notwendiges Minimum überschreitet, eine einfache Zuckung, deren Gröfse mit derjenigen der Induktionsschwankung bis zu einem bestimmten durch weitere Verstärkung des Reizes nicht mehr zu steigernden Maximum anwächst. Läfst man eine Reihe solcher Induktionsschwankungen in äufserst kurzen Intervallen sich folgen, so verschmelzen die einer jeden derselben entsprechenden Einzelzuckungen zu einem scheinbar stetigen Kontraktionszustande, dem Tetanus, ganz wie bei der gleichen Behandlung des motorischen Nerven.

Das Maximum der Verkürzung, welches man durch einen momentanen Induktionsschlag erhält, ist keineswegs demjenigen gleich, welches man durch Tetanisierung oder auch nur durch zwei schnell aufeinander folgende Induktionsreizungen auszulösen vermag. Bei mittleren oder maximalen Reizen übertrifft die Höhe der Tetanuskurve diejenige der Einzelzuckung etwa um das dreifache, bei minimalen unter Umständen um das hundertfache [1], während zwei maximale oder minimale Induktionsreize höchstens die doppelte Wirkung der einfachen zu entwickeln vermögen. HELMHOLTZ [2], welcher den letzteren Fall einer fundamentalen Untersuchung unterzogen hat, beobachtete diesen günstigsten

[1] BOHR, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 233.
[2] HELMHOLTZ, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1854. p. 328.

Effekt nur dann, wenn die dem zweiten Induktionsschlag entsprechende Zuckung genau auf dem Gipfel der vorangegangenen, dem ersten Induktionsschlag zugehörigen, eingesetzt hatte. In allen andern Verhältnissen, in welchen der Anfang der zweiten Kontraktion auf frühere oder spätere Zeitmomente der ersten fiel, sah er die Höhe der Gesamtzuckung zwar auch zunehmen, aber immer nur um den entsprechend geringeren Betrag der schon bestehenden Hubhöhe. Hieraus folgt also, dafs zwei maximale Zuckungen sich rein mechanisch in jedem möglichen, allein von ihren zeitlichen Beziehungen zueinander abhängigen Verhältnisse summieren. Demgemäfs findet ferner auch keine gegenseitige Verstärkung beider Reizwirkungen statt, der Effekt der zweiten wird gleich Null, wenn das zwischeneingeschaltete Zeitmoment erheblich kürzer ist, als das latente Reizstadium (s. o. p. 61), nach HELMHOLTZ ungefähr auf $^1/_{600}$ Sek. bemessen wird, anders ausgedrückt, wenn die erste Zuckung beim Eintreffen der zweiten Anregung noch gar nicht begonnen hat. Aus dieser letzteren Thatsache wäre also zu entnehmen, dafs, wenn tetanisierende Ströme von maximaler Reizkraft in Pausen von $^1/_{600}$ Sek. und weniger den Muskel treffen, immer nur ein Teil derselben (bei 600 Reizungen in der Sekunde vielleicht nur 300) auf die Gröfse des Tetanus von Einflufs sein, der Rest an der unempfänglichen Muskelfaser spurlos vorübergehen wird.

Etwas abweichende Zahlenwerte für die hier in Rede stehenden Verhältnisse haben später KRONECKER und HALL [1] ermittelt. Ihnen zufolge erreicht die gegenseitige Unterstützung zweier maximaler Doppelreize einen etwas höheren Betrag, als das von HELMHOLTZ aufgestellte Summationsgesetz fordert, wenn die zweite Zuckung im ersten Sechstel der vorausgegangenen eingreift, einen etwas geringeren, wenn sie nahezu vom Gipfel der ersten anhebt. Eine annähernd genaue Übereinstimmung zwischen wirklicher und gesetzmäfsig berechneter Zuckungshöhe findet nur im zweiten und dritten Sechstel der primären Zuckung statt. Das Stadium der Indifferenz zweier Maximalreize verlegen sie in ein viel früheres Zeitintervall zwischen $^1/_{143}$—$^1/_{280}$ Sek. Hiermit ist natürlich nur eine schärfere Präzision des HELMHOLTZschen Gesetzes gewonnen, nicht etwa ein prinzipieller Einwand gegen dasselbe erhoben.

Ganz anders als bei maximalem Doppelreize gestalten sich die gegenseitigen Beziehungen bei submaximalem oder minimalem. Für diese gibt HELMHOLTZ an, dafs sie bei jeder, auch der kleinsten Zwischenzeit sich summieren. Hier handelt es sich aber zweifellos nicht mehr um einfache mechanische Superposition zweier Zuckungen, sondern um eine Summation von Erregungen. Der erste Reiz hinterläfst eine Nachwirkung, welche dem zweiten zugute kommt (s. u. p. 100).

Ganz dasselbe, was von den Induktionsströmen ausgesagt wurde gilt auch für konstante Ströme von kurzer Dauer, vorausgesetzt, dafs die Zeit, während welcher ihre Dichtigkeitsschwankung abläuft, nicht allzu klein ist. Denn in diesem Falle können ihre Wirkungen entweder ganz ausbleiben oder erfahren mindestens eine mehr weniger grofse Einbufse.

Um die Abhängigkeit der Muskelerregung von der Zeitdauer des elektrischen Reizes nachzuweisen, bedient man sich der nämlichen Versuchsmethoden, welche wir früher (Bd. I. p. 581) bei Erörterung der gleichen Frage bezüglich des Nerven beschrieben haben. In Übereinstimmung mit den dort mitgeteilten Ergebnissen findet man auch für den Muskel, dafs, wenn die Zeit, während welcher sich der elektrische Strom in konstantem Flusse durch die kontraktile Substanz ergiefst, auf ein gewisses von der Stromintensität abhängiges Minimum herabsinkt, die erregende Kraft dieses Stromes entweder ganz erlischt oder doch geschwächt wird.

---

[1] KRONECKER u. HALL, *Arch. f. Physiol.* 1879. p. 1. (23).

Schickt man endlich durch den Muskel einen konstanten Strom von mittlerer Stärke und langer Schliefsungsdauer, so zeigen sich bei Schliefsung und Öffnung desselben Zuckungen, welche für die unmittelbare Wahrnehmung mit den durch Induktionsschläge erzeugten vollkommen identisch erscheinen, bei der Prüfung mit zeitmessenden Hilfsmitteln dagegen die schon oben erörterten und hinsichtlich ihrer möglichen Deutungen besprochenen Abweichungen erkennen lassen, insofern sie 1., solange die Stromstärke unter einer gewissen Grenze bleibt, später nach dem Moment der Schliefsung und Öffnung eintreten, als die Induktionszuckung nach dem Moment der Reizung, 2. langsamer ansteigen, und insofern 3. der Muskel nach ihrem Ablauf nicht zum Zustande vollkommener Unthätigkeit zurückkehrt, sondern noch kürzere oder längere Zeit im Zustande geringer Verkürzung verharrt.

Es fragt sich weiter, ob bei der direkten elektrischen Reizung des Muskels der Eintritt und die Stärke der Schliefsungs- und Öffnungszuckungen in gleicher Weise von der Richtung des Stromes im Muskel, seiner Stärke und der Leistungsfähigkeit des Muskels abhängt, wie bei der elektrischen Reizung des Nerven, kurz also, ob ein dem Nervenzuckungsgesetz entsprechendes, vielleicht konformes Muskelzuckungsgesetz existiert. HEIDENHAIN [1] hat zuerst diese Frage einer Experimentaluntersuchung unterworfen, indem er aufgehangene Muskeln, und zwar teils Curaremuskeln, bei welchen die intramuskulären Nervenfasern ihres erregenden Einflusses auf die von ihnen versorgten Muskelbündel enthoben waren (s. u. Curarewirkung), teils unvergiftete, mit auf- und absteigend in ihnen gerichteten Strömen von verschiedener Stärke reizte und die Stärke der hierbei eintretenden Schliefsungs- und Öffnungszuckungen verglich. Das Resultat seiner Versuche war, dafs die elektrische Erregung der Muskeln andern Gesetzen als diejenige der Nerven unterworfen sein müsse.

Es ergab sich bei Reizung von Curaremuskeln Unabhängigkeit der relativen Stärke der Schliefsungs- und Öffnungszuckung von der Richtung des in ihnen verlaufenden Stromes, bei aufsteigender wie bei absteigender Richtung desselben Überwiegen der Schliefsungszuckung. Wurde das Präparat durch oft wiederholte Schliefsung und Öffnung ermüdet, so schwanden zuerst die Öffnungs-, später die Schliefsungszuckungen (nur bei langer Schliefsungsdauer blieb zuweilen infolge der Modifikation der Erregbarkeit durch den Strom die Öffnungszuckung länger erhalten). Wurde die Reizung mit den schwächsten Strömen begonnen, so trat zunächst bei beiden Stromrichtungen (und zwar bei beiden ungefähr bei demselben Minimum der Stromdichte) Schliefsungszuckung ein; diese wuchs mit der wachsenden Stromstärke; dann trat, ebenfalls bei gleicher Stromstärke für beide Richtungen, die Öffnungszuckung hinzu, und wuchs ebenfalls mit der weiteren Verstärkung des Stromes. Wenn HEIDENHAIN an nicht vergifteten Präparaten gleichzeitig die Muskeln und ihre motorischen Nerven

[1] R. HEIDENHAIN, *Arch. f. physiol. Heilkunde*. 1857. N. F. Bd. I. p. 464.

en Stromkreis einschaltete, so beobachtete er dasselbe eben für die Curare-keln erörterte Zuckungsgesetz, sobald die Stromdichte in den Muskelfasern ächtlicher als in den zugehörigen Nervenfasern war, dagegen das früher terte Nervenzuckungsgesetz (Bd. I. p. 587), sobald die Stromdichte in den en viel gröfser als in den Muskeln war. KOELLIKER und PELIKAN, WUNDT FUNKE haben diese Beobachtungen bestätigt.

Betrachtet man indessen die Bedingungen, unter welchen sich gereizten Muskeln in HEIDENHAINS Experimenten befanden, ge-er, so ergibt sich, dafs diese andre als bei der Reizung des ven durch Kettenströme sind, und dafs sämtliche Differenzen der ktion somit vielleicht nur auf der Verschiedenheit des Reizver-ens beruhen. Wir haben für den Nerven bewiesen, dafs jede liefsung und Öffnung eine Erregung auslöst, erstere an der hode, letztere an der Anode, dafs das Ausbleiben der liefsungszuckung bei starken aufsteigenden Strömen lediglich da-rührt, dafs zwischen dem Ort der Erregung und dem Muskel venstrecken liegen, in welchen die Leitung unterbrochen ist. ist demnach *a priori* wohl möglich, dafs auch bei direkter zung des Muskels bei der Schliefsung im Bereich der hode, bei der Öffnung im Bereich der Anode die Erregung tfindet, und dafs folglich auch die Zuckung zunächst nur an en Stellen ausgelöst wird, vielleicht sogar lokal beschränkt bleibt, n sie bei gewisser Stärke der Polarisation in der schlecht leiten-intrapolaren Strecke brandet. An dem freihängenden Muskel l aber auch jede solche lokale Zuckung eine Hebung des unteren les bedingen, da ihrer Erscheinung keinerlei Hindernisse ent-enstehen, wie sie für die durch Nervenreizung mittelbar hervor-ufene Zuckung existieren. Mit Recht hat daher v. BEZOLD her-gehoben, dafs, wenn man ein dem Nervenzuckungsgesetz ver-chbares Muskelzuckungsgesetz finden wolle, man den Muskel in elben Verhältnisse wie den Nerven bringen, den direkt erregten dem die Erregung durch Zuckung anzeigenden Teil trennen se. Das hat v. BEZOLD auf folgende Weise erreicht. Der re Teil eines Froschsartorius wurde durch die als Elektroden des stanten Stromes dienenden Drähte so auf einer Korkrinne be-igt, dafs zwar der physiologische Zusammenhang des unmittelbar izten Teils mit dem unteren frei herabhängenden Muskelstück ahrt blieb, nicht aber die Formveränderung des ersteren terem sich mitteilen konnte, dafs also der obere befestigte chnitt gewissermafsen den Nerven des unteren repräsentierte. ter diesen Verhältnissen fand v. BEZOLD genau die gleichen cheinungen, also das gleiche Zuckungsgesetz wie beim Nerven. Bei rken aufsteigenden Strömen blieb die Schliefsungs-kung, bei starken absteigenden die Öffnungszuckung lem mittelbar erregten freien unteren Teil des Muskels, der am ographion zeichnete, aus. Wurde mit aufsteigenden Strömen eizt, deren Stärke allmählich wuchs, so trat die Schliefsungs-

zuckung erst ein, wenn die Stromstärke eine gewisse Höhe erreicht hatte, um wieder zu verschwinden, wenn eine gewisse höhere Stärke überschritten wurde, während die Schliessungszuckung des absteigenden Stromes früher eintrat, und erst mit der Erregbarkeit des Präparats wieder verschwand. Wie beim Nerven, ist die am regelmäfsigsten und längsten in den extrapolaren Abschnitten des Muskels erscheinende Zuckung die Schliefsungszuckung des absteigenden Stromes, ihr zunächst kommt die Öffnungszuckung des aufsteigenden Stromes, weit vergänglicher ist die Schliefsungszuckung des aufsteigenden, am vergänglichsten die Öffnungszuckung des absteigenden Stromes. Diese mit den Thatsachen des Nervenzuckungsgesetzes konformen Erscheinungen finden nach v. BEZOLDS Untersuchungen in demselben allgemeinen Erregungsgesetz und denselben Leitungsverhältnissen im polarisierten Zustande wie jene ihre Erklärung. v. BEZOLD mafs mit Hilfe des Myographions an den auf die angegebene Weise in eine erregte und eine zuckende Strecke geschiedenen (Curare-) Muskeln die Zeiträume, welche zwischen dem Moment der Schliefsung und Öffnung eines auf- oder absteigenden Stromes und dem Beginn der Verkürzung der extrapolaren Strecke verflossen. Es ergab sich konstant, dafs der Zeitraum zwischen der Schliefsung des absteigenden Stromes und dem Beginn der Zuckung beträchtlich kleiner war, als der zwischen der Schliefsung des aufsteigenden und dem Zuckungsanfang. Umgekehrt war die zwischen der Öffnung und dem Beginn der Verkürzung verfliefsende Zeit bei aufsteigenden Strömen beträchtlich kleiner als bei absteigenden. Daraus schlofs v. BEZOLD, dafs auch bei der elektrischen Erregung des Muskels die Schliefsungsreizung an der negativen, die Öffnungsreizung an der positiven Elektrode stattfindet, gerade so wie beim Nerven. Wenn diese Hypothese richtig ist, so müfste bei einem Abstand der Elektroden von 4 mm die Schliefsungszuckung des aufsteigenden Stromes, wo die negative Elektrode um 4 mm ferner von der zuckenden unteren Muskelpartie liegt, mindestens um den Zeitraum, welchen die Muskelzuckung zur Fortpflanzung durch die 4 mm lange Muskelstrecke braucht, später eintreten als die Schliefsungszuckung des absteigenden Stromes, wo die negative Elektrode die untere, dicht an den zuckenden Muskelabschnitt grenzende ist. Die wirklich beobachtete Zeitdifferenz betrug aber im Durchschnitt sogar das dreifache dieses Zeitraumes. Diese Verzögerung erklärt v. BEZOLD aus der oben besprochenen Herabsetzung der Leitungsgeschwindigkeit in der intrapolaren Strecke, daher wuchs die Differenz auch mit der Stromstärke. Bei der Öffnungszuckung war die Differenz sogar fünf mal gröfser als die berechnete normale Fortpflanzungszeit in der intrapolaren Strecke, d. h. die Zeit, um welche die Öffnungszuckung des absteigenden Stromes später als die des aufsteigenden Stromes eintrat, war fünf mal gröfser als die Zeit, mit welchen sich die muskulären Thätigkeitsvorgänge in einer normalen Muskelstrecke

von der Länge der zwischen die Elektroden eingeschalteten fortpflanzen; das erklärt sich aus der ebenfalls erwiesenen Zunahme der Leitungsverschlechterung mit der Dauer der Schlieſsung des Stromes. Das Ausbleiben der Schlieſsungszuckung bei starken aufsteigenden Strömen erklärt sich natürlich daraus, daſs bei einer gewissen Stromstärke die Leitungswiderstände der polarisierten Strecke so groſs werden, daſs die an ihrem oberen Ende bei der Kathode ausgelöste Erregung gar nicht mehr passieren kann, in der intrapolaren Strecke brandet. Dasselbe gilt für das Ausbleiben der Öffnungszuckung des starken absteigenden Stromes. Für den einen Teil dieses Reizungsgesetzes, für die Auslösung des Schlieſsungsreizes an der negativen Elektrode führt v. BEZOLD noch eine ältere SCHIFFsche Beobachtung [1] an, die Ausbildung eines sogenannten idiomuskulären Wulstes an der negativen Elektrode stärkerer galvanischer Ströme. Da der idiomuskuläre Wulst (s. o. p. 69) nichts andres als eine lokal beschränkte, sehr langsam verlaufende Zuckung ist, so hat diese Thatsache allerdings ein sehr bedeutendes Gewicht für v. BEZOLDS Theorie.

Die Ermittelungen v. BEZOLDS sind denn auch bei späteren Nachprüfungen [2] mit verbessertem Experimentierverfahren, namentlich auch mit Anwendung unpolarisierbarer Elektroden (HERING, BIEDERMANN), nicht nur verschiedenfach bestätigt worden, sondern haben dabei einesteils durch Beseitigung eines gewichtigen von AEBY [3] erhobenen Bedenkens, andernteils durch Aufdeckung neuer Beweisgründe an Sicherheit gewonnen.

AEBY hatte möglichst (17 mm) langen Muskelstrecken konstante Ströme von verschiedener Stärke zugeführt und dicht neben die beiden zuleitenden Elektroden seiner oben (p. 67) erläuterten Methode gemäſs je einen Fühlhebel auf der Muskeloberfläche befestigt. Nach v. BEZOLDS Theorie stand zu erwarten, daſs bei jeder Stromschlieſsung der Fühlhebel an der Kathode, bei jeder Stromöffnung derjenige an der Anode zuerst gehoben werden muſste; statt dessen fand aber AEBY, daſs beide Signale in beiden Fällen vollkommen gleichzeitig in Bewegung gerieten und folgerte dementsprechend im Widerspruche mit v. BEZOLD, daſs bei Reizung der Muskelfasern mit Kettenströmen die Kontraktion stets gleichzeitig auf allen Querschnitten der durchflossenen Strecke erfolgt.

Hiergegen haben nun HERING und BIEDERMANN begründeten Einspruch erhoben und die verborgenen Fehlerquellen des AEBYschen Versuchs aufgedeckt. Wie derselbe geplant war, konnte nicht vermieden werden, daſs an den Befestigungsstellen der Fühlhebel und der mittleren Klemme (s. o. p. 67) Einbiegungen der Muskelbündel erfolgten. Damit waren aber offenbar alle Bedingungen gegeben, um den parallelen Verlauf der elektrischen Stromfäden zu stören und folglich ihren Austritt aus der kontraktilen Substanz an verschiedenen im Bereich der Einbiegungsstellen gelegenen Punkten zu bewirken. Mithin entstanden also ebensoviele neue Strompole, welche ihrerseits Zuckungen auslösen konnten, und da sie unterhalb beider Fühlhebel selbst gelegen waren,

[1] SCHIFF, MOLESCHOTTS, *Unters. zur Naturl.* 1858. Bd. V. p. 181.

[2] ENGELMANN, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw.* 1867. Bd. III. p. 445, u. 1868. Bd. IV. p. 295. — E. HERING, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXIX. p. 7. — BIEDERMANN, ebenda. p. 289, u. Bd. LXXX. p. 367. — ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXVI. p. 97. — V. KRIES u. SEWALL, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 66.

[3] AEBY, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1867. p. 688

auch eine gleichzeitige Hebung derselben bewerkstelligen mufsten. Es führt aber sogar der AEBYsche Versuch zu einer vollkommenen Bestätigung der v. BEZOLDschen Angaben, wenn man ihm zur Vermeidung der erwähnten Fehlerquellen die von HERING empfohlene Form erteilt.

Die neue Unterstützung ferner, welche die Lehre von dem polaren Ursprung auch der Muskelerregung durch BIEDERMANN gewonnen hat, beruht auf dem Verhalten örtlich verletzter Muskeln gegen den konstanten Strom. Präpariert man den parallelfaserigen Sartorius eines Frosches seiner ganzen Länge nach mit Erhaltung beider Knochenansätze an Becken und Femur sorgfältig aus und zerquetscht sodann einen seiner natürlichen Querschnitte, so erleidet die Reizwirkung des Stromes eine auffällige Modifikation. Es bleibt die Schliefsungszuckung oder die Öffnungszuckung aus, resp. es erscheinen beide Zuckungsarten in sehr abgeschwächtem Grade, wenn im ersten Falle die Kathode, im zweiten Falle die Anode der verletzten Muskelpartie anliegt, während Schliefsungs- und Öffnungszuckung in bekannter Weise und mit unveränderter Intensität erscheinen, wenn die Kathode beziehungsweise die Anode dem unverletzten Muskelquerschnitt appliziert sind. Durch eine lokale, im Bereich der Strompole gelegene Alteration der Muskelsubstanz wird also das Entstehen einer Erregung gehemmt. Dieselbe kann folglich nur im Bereich der Pole erfolgen. Zu ergründen bleibt nur noch das Wesen dieser Hemmungswirkung. Es wäre namentlich zu prüfen, ob nicht der Eigenstrom der Muskeln den künstlichen am Quetschorte hergestellten Querschnitt, ebenso wie der Eigenstrom des Nerven denjenigen des letzteren (s. Bd. I. p. 592), in den Zustand des Anelektrotonus versetzt und damit zugleich die fragliche Erregbarkeitsabnahme bedingt. Auf eine solche Beziehung der eignen elektromotorischen Kraft des Muskels zu der in Rede stehenden Erscheinung weist mindestens sehr entschieden der Umstand hin, dafs alle jene Agenzien, welche durch Zerstörung der Muskelsubstanz geradeso wie die mechanische Zerquetschung den Längsquerschnittstrom hervorrufen, z. B. lokalisierte Erwärmung auf 40—45° C. bis zur Ausbildung der Wärmestarre und lokalisierte Benetzung mit Säuren oder mit Kalisalzen, die Polwirkungen des Reizstromes in dem alterierten Muskelquerschnitt ebenfalls beeinträchtigen, andre Agenzien dagegen (0,5 prozentige Na_2CO_3-Lösungen), welche lediglich als Erreger wirken, aber keine elektromotorischen Gegensätze von Belang produzieren, die Polwirkungen des Reizstromes gerade umgekehrt erhöhen. [1]

Ein letzter Beweis für die Richtigkeit der Anschauungen v. BEZOLDS, welcher hier Erwähnung verdient, beruht auf der Thatsache, dafs bei direkter Tetanisierung von Muskeln mittels schwacher Induktionsströme [2] die tetanische Kontraktion immer nur die Nachbarschaft der Kathode ergreift. Endlich bleibt noch einer besonderen Art von Bewegung zu gedenken, welche im lebenden Muskel durch den konstanten elektrischen Strom hervorgerufen wird, trotzdem aber in keinem erkennbaren Zusammenhange mit den eigentlichen Kontraktionsvorgängen steht, es ist das die von KÜHNE [3] unter dem Namen des PORRETschen Phänomens beschriebene Bewegungserscheinung. Schickt man durch einen parallelfaserigen Muskel einen konstanten Strom, so sieht man nach der ersten Schliefsungszuckung während der Dauer des Stromes eine flutende Bewegung der Muskelmasse von dem positiven Pol nach dem negativen hin, wobei der Muskel in der Gegend des letzteren allmählich an-, in der Nähe der positiven Elektrode abschwillt. Bei der Öffnung bewegt sich die Muskelmasse nach der Anode zurück. KÜHNE betrachtet diese Erscheinung als analog der von PORRET entdeckten, von WIEDEMANN näher untersuchten Bewegung von Flüssigkeiten durch galvanische Ströme. Beiläufig sei noch der Vollständigkeit halber erwähnt, dafs die Muskelfasern aufser durch den ge-

[1] BIEDERMANN, *Wien. Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXX. p. 367, u. 1880. Bd. LXXXI. p. 74.

[2] v. KRIES u. SEWALL, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 66.

[3] KÜHNE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 512.

schlossenen konstanten oder induzierten Strom auch durch freie Spannungselektrizität auf dem Wege unipolarer Induktionswirkung (s. Bd. I. p. 598) zu Zuckungen veranlaſst werden können (GRUENHAGEN [1]).

Wir gehen zur chemischen Reizung[2] des Muskels über. Voraussetzung derselben ist die Löslichkeit der Reizmittel in der Parenchymflüssigkeit des Muskels, in welche sie auf dem Wege der Diffusion entweder durch das Sarkolem oder bei Applikation auf den künstlichen Querschnitt durch die nekrotisierte Grenzschicht des letzteren eindringen. Hierbei werden sie meist aber auch als Elektrizitätsleiter Verbindungen zwischen negativ elektrischem Kern und positiv elektrischer Oberfläche der muskulären Primitivbündel herstellen, also eine Schlieſsung des Muskelstromes bewirken, von welchem wir wissen, daſs derselbe allein für sich genügt Muskelzuckungen auszulösen. Bei der Reizung des Muskels auf chemischem Wege sieht man sich folglich stets der Frage gegenüber, ob der erhaltene Effekt dem Reizmittel als solchem oder etwa dem gleichzeitig zur Schlieſsung gebrachten Muskelstrome zuzuschreiben sei (E. HERING). Als Kriterium für das Bestehen einer chemischen Reizung kann indessen im allgemeinen gelten, das Auftreten anhaltender fibrillärer Unruhe des Muskels bei ununterbrochenem Kontakt der angewandten Lösung mit den benetzten Quer- oder Längsschnittsflächen, d. h. also bei dauernd geschlossenem, mithin physiologisch unwirksamem Muskelstrome, und ferner das Verhalten der glatten durch ihren schwachen Eigenstrom nicht erregbaren Muskulatur nach Benetzung mit den gleichen Agenzien (s. u. § 84). Bei Beobachtung dieser Vorsichtsmaſsregeln kommen freilich viele ältere ohne Rücksicht auf das elektrische Verhalten der Muskeln gewonnene Versuchsergebnisse in Fortfall, unter ihnen namentlich die Angaben KÜHNES über die reizenden Wirkungen stark verdünnter mit dem künstlichen Querschnitt in Berührung gebrachter Säuren, sowohl der Mineral- als auch der organischen Säuren, des Kalkwassers und vielleicht auch des Ammoniaks. Es bleibt dagegen der allgemeine Satz bestehen, daſs die chemischen Reizmittel des Muskels mit denjenigen des Nerven im groſsen und ganzen übereinstimmen, womit aber keineswegs gesagt ist, daſs die physiologische und histologische Verschiedenheit von Nerv und Muskel nicht in gewissen Differenzen zutage treten könnte, welche man sich freilich in jedem Falle hüten muſs für prinzipielle anzusehen, und daſs es nicht auch Substanzen gebe, welche nur den Muskel und nicht den Nervenstamm oder umgekehrt in Erregung versetzten. Zu den chemischen Reizmitteln des Muskels gehört demgemäſs die groſse Mehrzahl der uns bereits bekannten chemischen Nervenreize (s. Bd. I. p. 604), und zwar ausnahmslos bereits bei erheblich geringerer Konzentration ihrer

---

[1] GRUENHAGEN, *Ztschr. f. rat. Med.* 3. R. 1865. Bd. XXIV. p. 153.

[2] Vgl. KÜHNE, *Monatsber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1859. p. 186, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 315. — E. HERING, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXIX. p. 7.

Lösungen, als für den Nerven erforderlich ist, sämtliche **Mineralsäuren**, die **organischen Säuren** (Milch-, Essig-, Oxalsäure), die **Alkalien** (Natron und Kali), die **Salze der schweren Metalle** (Eisenchlorid, Zinkvitriol, Kupfervitriol, Chlorzink, salpetersaures Silberoxyd, essigsaures Bleioxyd, Sublimat), die Lösungen **neutraler Alkalisalze**, **Galle** (gallensaure Salze), **Glycerin**, **Alkohol** und **Äther**, letztere beiden mit sehr unsicherer Wirkung. Aufserdem begegnen wir aber auch einigen neuen Agenzien, dem **destillierten Wasser**[1] und zwei Giften dem **Veratrin** und **Digitalin**.[2] Ersteres ruft, in die Blutkapillaren der Muskeln injiziert, heftige anhaltende Muskelkrämpfe hervor, während der Nervenstamm durch noch so innige Durchtränkung mit Wasser nicht wahrnehmbar erregt wird; letztere beiden verhalten sich ebenfalls indifferent bei Applikation auf den Nerven, versetzen dagegen die in ihre schwachen Lösungen eingetauchten Muskeln alsbald in Zuckungen. Das eigentliche Wesen der chemischen Muskelreizung, Angriffspunkt und Wirkungsart, ist unbekannt.

Ein besonderes Interresse kommt nach den mehrfach bestätigten Beobachtungen BIEDERMANNS[3] einem der chemischen Reizmittel, dem Na_2CO_3 zu. Bringt man einen sorgfältig ohne jegliche Verletzung seiner Oberfläche oder seiner Sehnenenden auspräparierten Froschsartorius in eine schwache Lösung dieses Natronsalzes (Aq. destill. 1000 g, NaCl 5 g, Na_2HPO_4 2 g, Na_2CO_3 0,4—0,5 g, so entwickelt sich nach Ablauf einiger Zeit ein eigentümliches Schauspiel, der Muskel gerät in **rhythmische Zusammenziehungen**, welche bei niedriger Temperatur des Beobachtungsraumes mitunter tagelang fortbestehen. Hieran knüpft sich die Frage, ob innerhalb des Muskels selbst etwa Vorrichtungen anzunehmen seien, welche einen kontinuierlichen Reiz mit periodischer Reaktion beantworten müfsten, oder ob und wie der kontinuierlich scheinende Reiz vermöge seiner Wirkungsweise thatsächlich in einen diskontinuierlichen verwandelt wird. Eine Antwort ist zur Zeit unmöglich. Wir bemerken nur beiläufig, dafs rhythmische Tetanusformen auch für andre Muskeln (Scherenmuskeln des Krebses, Schenkelmuskeln von Käfern) und hier sogar bei anhaltender elektrischer Reizung mit alternierenden Induktionsströmen gesehen worden sind.[4] Ein zweiter bemerkenswerter Punkt der BIEDERMANNschen Beobachtungen ist der Nachweis, dafs die chemische Reizung im vorliegenden Falle ohne jede Anätzung der Muskelsubstanz erfolgt; denn die zum Versuche dienenden Sartorien blieben in ihrem elektromotorischen Verhalten unverändert, was beweist, dafs nirgends eine künstliche Querschnittsbildung infolge lokaler Zerstörung stattgefunden haben konnte.

Über die **thermische Reizung** des Muskels ist nur weniges zu berichten. Berührung eines Muskels mit einem rotglühenden Metalldraht bewirkt Kontraktion. Allmähliche Erwärmung eines abgekühlten Muskels ruft innerhalb gewisser Temperaturgrenzen eine langsam wachsende Verkürzung hervor, über deren Beziehung zum

[1] V. WITTICH, *Exper. quaed. ad* HALLERI *doctrin. de muscul. irritabilitate probandam*. Progr. Koenigsberg. 1857; *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XIII. p. 421.
[2] BIEDERMANN, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1880. Bd. LXXXII. p. 257.
[3] BIEDERMANN. *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1880. Bd. LXXXII. p. 257. — W. KÜHNE, *Unters. aus dem physiol. Instit. d. Universität Heidelberg.* 1880. Bd. III. p. 16.
[4] RICHET, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* II. Sér. 1874. T. I. p. 262 (289). — SCHÖNLEIN, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 369.

ickungsvorgange nichts Sicheres ermittelt ist.[1] Was endlich die chanische Reizung des Muskels angeht, so ist sicher, daſs dieselben chanischen Angriffe, welche den Nerven erregen, auch den iskel reizen.

Die Empfindlichkeit gegen mechanische Erregung wird bei Froschmuskeln remein gesteigert, wenn man dieselben auf 0° abkühlt oder auch durch allhliche Vertrocknung eines Teiles ihres Wassers beraubt. Im ersteren Falle t jede leise stoſsweise Berührung mit der Fingerspitze sofort eine kräftige Kontion, im zweiten einen lange anhaltenden, kräftigen Tetanus hervor, mit den ichen sekundären tetanisierenden Wirkungen auf den stromprüfenden Schenkel, wenn es sich um einen durch intermittierende Nervenreizung mittels kurzernder Induktionsschläge ausgelösten Tetanus handelte (Gruenhagen).

Die Mannigfaltigkeit der Reizmittel, welche bei direkter Applition auf den Muskel seine Thätigkeit hervorrufen, findet sich im enden Körper unter normalen Verhältnissen auf ein einziges uziert. Es erfolgen sämtliche Muskelkontraktionen der Regel nach unter Vermittelung von Nerven. Eine klare Vorstellung über Wesen der physiologischen Beziehung von Nerv und Muskel itzen wir nicht und können eine solche auch nicht haben, da r die anatomische Beziehung beider Organe zueinander das te Wort noch nicht gesprochen, namentlich nicht entschieden ist, die histologische Verbindung der motorischen Nerven mit den iskelfasern auf einem Verhältnis der Kontinuität oder auf einem chen der Kontiguität beruht (s. p. 14).

Die Theorien über die Natur des Nerveneinflusses auf den Muskel haben nur den Wert von Vermutungen und sind sämtlich auf die Vorstellung iert, daſs die letzten Enden der motorischen Nerven der kontraktilen Musubstanz nur anliegen, nicht aber in dieselbe übergehen. Mit besonderer rliebe wird die Elektrizität herangezogen, und die reizende Wirkung des in tion versetzten Nervenendes auf Schwankungen seines elektrischen Zustandes ückgeführt.

Bald sollte die motorische Endplatte im Augenblick der Aktion analog n elektrischen Organe der Fische elektrische Spannkräfte neu produzieren tladungshypothese)[2], bald sollte die negative Stromesschwankung der Endtte das gesuchte elektrische Reizmoment abgeben (modifizierte Entladungshypose).[3] Hierbei wird stillschweigend vorausgesetzt, daſs die supponierten elekchen Vorgänge hinreichend stark seien, um die benachbarte Muskelsubstanz erregen. Wäre letzteres der Fall, so lieſse sich schwer verstehen, woher bei izung einzelner Nervenprimitivfasern unter dem Miskroskope immer nur die mittelbar von ihnen versorgten Muskelfasern, nicht aber die dicht daneben genden gleichzeitig in Zuckung geraten (Sachs).[4] Würde gar die negative romesschwankung als solche kraft ihrer am Nervenstamme ermittelten Gröſse nügen, um Muskelsubstanz in Erregung zu versetzen, was übrigens geradezu

[1] Schmulewitsch, *Wiener medicin. Jahrbücher.* 1868. Bd. XV. p. 3; *Cpt. rend.* 1867. LXV. p. 358. — Samkowy, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 399, u. Dissert. Berlin 1875.

[2] Krause, *Die mot. Endplatten d. quergestreiften Muskelfasern.* Hannover 1869; *Arch. f. mik. Anat.* 1875. Bd. XIII. p. 170.

[3] E. du Bois-Reymond, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1873. p. 517; *Monatsber. d. kgl. preuſs. Ak. d. Wiss. zu Berlin.* 1874. p. 519. — Sachs, *Unters. am Zitteraal*, bearbeitet von E. du Bois-Reymond. 1881. p. 417. — Kühne, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universität Heidelberg.* 1880. Bd. III. p. 1 (125).

[4] Sachs, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1874. p. 57.

verneint werden mufs, so wäre absolut unverständlich, weshalb sich eben dieser Prozefs nicht auch innerhalb der Nervenstämme und der Zentralorgane von Nervenfaser auf Nervenfaser übertragen sollte, womit natürlich eine isolierte Leitung von Sinneseindrücken oder Willensimpulsen unmöglich gemacht sein würde.

Beide Hypothesen stofsen auf noch gröfsere Schwierigkeiten, wenn man sie auch zur Erklärung der Nervenwirkung auf glatte Muskeln heranziehen wollte. Denn obwohl die physiologische Beziehung zwischen Nerv und kontraktiler Substanz bei letzteren prinzipiell keine andre als bei den quergestreiften Muskeln ist, findet man allgemein, dafs die glatte Muskulatur weder durch Nerven von besonders starkem elektromotorischen Vermögen, noch durch vorzugsweise mächtig entwickelte Nervenendplatten ausgezeichnet ist, trotzdem dafs dieselbe nachweislich viel intensiverer elektrischer Reizungen bedarf, um zur Thätigkeit veranlafst zu werden, als die quergestreifte Muskulatur. Auch ist in glatten Muskelmassen keine Spur von Elektrizitätsproduktion während ihrer tetanischen Erregung vom Nerven aus wahrzunehmen. Legt man den Nerven des stromprüfenden Froschschenkels auf den Pylorusteil eines Kaninchenmagens und reizt den Halsstamm des Vagus, so kontrahiert sich die glatte Muskulatur des Pylorus auf das kräftigste, das physiologische Rheoskop verharrt indessen in völliger Ruhe.

Unter diesen Umständen mufs offen bekannt werden, dafs wir über die Natur des Vorgangs, durch welchen die Thätigkeit des Nerven sich auf den Muskel überträgt, nichts wissen. Was von seiten der Physiologie beigebracht ist, um das Dunkel dieses Geheimnisses zu lüften, hat einen durchaus fragmentarischen Charakter und gestattet keine Schlüsse von positiver Bedeutung. Die Thatsachen, welche bestimmt zu sein scheinen, auf das zwischen Muskel und Nerv bestehende physiologische Verhältnis Licht zu werfen, sind aber die folgenden.

1. Die einzelnen Kontraktionswellen einer Muskelfaser, welche durch Nervenreizung ausgelöst werden, nehmen sämtlich ihren Ausgang von der Sohlenfläche der motorischen Endplatte.[1]

Der Nachweis dieser fundamentalen Thatsache ergibt sich aus der direkten Beobachtung durchsichtiger lebender Insektenlarven unter dem Mikroskope.

2. Die Übertragung des Thätigkeitszustandes der motorischen Endplatten auf die Muskelsubstanz bedarf mutmafslich einer mefsbaren Zeit, im mittel von 0,0031—0,0032 Sek.[2] Diese Zahl ist dadurch gewonnen, dafs man von dem experimentell gefundenen latenten Reizstadium des vom Nerven aus in Thätigkeit gesetzten Muskels einmal die Zeit abzog, welche die Nervenleitung von dem Reizorte bis zur motorischen Endplatte voraussichtlich in Anspruch genommen haben konnte, sodann auch die wiederum experimentell ermittelte Dauer des latenten Reizstadiums bei direkter Reizung des Versuchsmuskels. Einer der Rechnungsfaktoren, die Leitungsgeschwindigkeit der intramuskulären

[1] Dieses Lehrb. p. 47. — ARNDT, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1878. Bd. IX. p. 504. — FOETTINGER, *Arch. de biologie.* 1880. T. I. p. 504.

[2] BERNSTEIN, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 329.

Nervenfasern ist hiernach anfechtbar, weil er nicht durch den Versuch selbst sich ermitteln läſst, sondern auf dem unsicheren Wege der Schätzung.

3. Nervenreizungen, welche in gewissen kurzen Intervallen nacheinander zum motorischen Nervenende gelangen, summieren sich entweder in ihrem motorischen Effekt oder heben sich gegenseitig auf, interferieren miteinander.[1]

Um den vorstehenden wichtigen Satz zu beweisen, ist nicht nur erforderlich das zeitliche Verhältnis beider Reize genau zu regulieren, sondern auch dafür Sorge zu tragen, daſs keiner derselben die Erregbarkeitszustände am Reizorte für den andren modifiziert. Es kann daher nicht daran gedacht werden, zwei durch ein bekanntes Zeitintervall getrennte Reize nacheinander ein und demselben Nervenquerschnitt zuzuführen, weil der spätere Reiz dann eine Nachwirkung des früheren antreffen müſste; der Versuch ist vielmehr so einzurichten, daſs zwei gleichzeitige Momentanreize zwei verschiedenen, durch eine gemessene Distanz getrennten Nervenpartien zugeleitet werden. Derjenige Momentanreiz (Induktionsstrom), welcher einen peripherischer gelegenen Nervenpunkt in Erregung versetzt hat, muſs die Aktion der motorischen Endplatte früher auslösen, als derjenige, welcher mehr zentralwärts eingewirkt hat, die Zeitdifferenz ist aber aus der bekannten Distanz beider Reizorte und der ebenfalls bekannten Geschwindigkeit der Nervenleitung zu berechnen. Das Ergebnis solcher Experimente läſst an Bestimmtheit nichts zu wünschen übrig; der Effekt des früheren Reizes wird durch den des späteren verlöscht, wenn die Reizorte 12—13 mm, gesteigert wenn sie ca. 22 mm auseinander liegen. Nehmen wir die Leitungsgeschwindigkeit der Nerven gleich 27 m pro Sek., so erfolgt also eine Summation der Reizwirkungen, wenn die beiden miteinander zusammentreffenden Thätigkeitszustände um 0,0008 Sek., eine Vernichtung oder Interferenz, wenn sie um 0,0004 Sek. zeitlich gegeneinander verschoben sind. Nach der ganzen Anlage des Experiments kann aber die frühere Reizwirkung von der späteren nur an einem Punkte eingeholt und daselbst gesteigert oder vernichtet werden, in welchem die nervöse Thätigkeit eine Verzögerung erleidet, gleichsam brandet, d. i. innerhalb der Nervenendigung, der motorischen Endplatte.

Das hier berührte Problem, die Wirkungsweise zweier gleichzeitiger jedoch örtlich getrennter Nervenreize zu bestimmen, ist schon öfters in Angriff genommen worden[2], aber niemals mit entscheidendem Erfolg, weil niemals mit einer Methode, welche so streng allen Anforderungen genügte, wie die zuletzt von GRUENHAGEN in Vorschlag gebrachte. Auch ist schon zu wiederholten Malen das Stattfinden von Interferenz- beziehungsweise von Summationserscheinungen mehrfacher Nervenerregungen behauptet, von SEWALL dagegen die bald störende, bald fördernde Einwirkung zweier gleichzeitiger elektrischer

[1] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1884. Bd. XXXIV. p. 301.

[2] v. FLEISCHL, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1880. Bd. LXXXII. p. 133. — v. KRIES, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 337 (368).

Nervenreizungen aufeinander allgemein auf den Einflufs der bekannten PFLUEGERschen Polwirkungen des An- und Katelektrotonus zurückgeführt worden. Gerade der letzteren sehr verführerischen Annahme wird aber durch die Versuchsergebnisse GRUENHAGENS bestimmt widersprochen. Die von ihm angewandte Experimentationsmethode besteht im wesentlichen darin, zwei getrennte Induktionsapparate durch eine einzige konstante Stromquelle zu speisen und jede sekundäre Spirale für sich mittels unpolisierbarer Elektroden mit dem Nerven des zuckenden Muskels in Verbindung zu setzen. Bei diesem Verfahren durfte allerdings mit Bestimmtheit auf eine nahezu absolute Gleichzeitigkeit der beiden differenten Induktionsreize, welche im vorliegenden Falle also durch Öffnung oder Schliefsung eines einzigen Stromkreises ausgelöst wurden, gerechnet werden[1].

4. Der Erregungsanstofs, welchen der Nerv dem Muskel erteilt, ist kein fest präformierter, nur von Intensität und Frequenz der Reize abhängiger Vorgang, sondern besitzt eine gewisse Variabilität des zeitlichen Verlaufs, welche ihrerseits wiederum von dem zeitlichen Verlauf der Reizung abhängt.

Es ist bereits bei einer andren Gelegenheit (s. o. p. 39) darauf aufmerksam gemacht worden, dafs nicht alle Arten des Muskeltetanus sekundären Tetanus des stromprüfenden Froschschenkels zu bewirken vermögen. Unter den mehrfachen Gründen, welche diesen Unterschied im Verhalten bedingen können, nimmt hier unser besondres Interesse derjenige in Anspruch, welcher die Abhängigkeit des zeitlichen Verlaufs der negativen Schwankung des Muskelstromes, d. i. der muskulären Reizwelle, von dem zeitlichen Verlauf des dem Nervenstamme zugeführten Reizstromes zur Voraussetzung hat. Eine solche Beziehung ist durch v. KRIES gesucht und mittels des Kapillarelektrometers als bestehend nachgewiesen worden, nachdem schon vorher v. FLEISCHL die differente Natur des Rheonomtetanus, welcher durch Stromreize von gedehntem zeitlichen Verlauf hervorgerufen wird, von dem durch momentane Induktionsreize zu erzielenden betont hatte. Die Dauer der negativen Schwankung des Muskelstromes kann nach v. KRIES bei zeitlich gedehnten Reizen bis zum 6fachen des von BERNSTEIN für Momentanreize ermittelten Wertes variieren. Um zu wissen, ob und welch eine Rolle hierbei dem motorischen Endapparat des Nerven zugesprochen werden kann, müfste vor allem aber erst festgestellt sein, inwieweit etwa auch der zeitliche Ablauf der negativen Schwankung des Nervenstromes durch das zeitliche Verhalten des Reizes beeinflufst wird, und ferner, da eine und dieselbe Muskelfaser mit mehreren motorischen Endapparaten versehen sein kann (s. o. p. 13), ob nicht auch die Zahl der gleichzeitig innervierten Endplatten einen bestimmenden Einflufs auf den zeitlichen Ablauf der Reizwelle ausübt. Die Erledigung dieser Vorfrage scheint aber schon deshalb geboten, weil auch das Zahl-

[1] Von einschlägiger Litteratur führen wir hier an HARLESS, HENLEs u. MEISSNERs *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 436 u. fg. — GRUENHAGEN, *Ztschr. f. rat. Med.* 3. R. 1866. Bd. XXVI. p. 189. — VALENTIN, PFLUEGERs *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 458; 1876. Bd. XIII. p. 320. — DEW-SMITH, *Journ. of Anat. u. Physiol.* 1874. Vol. VIII. p. 74. — SEWALL, *The Journal of physiol.* Vol. III. 1880—82. p. 347.

verhältnis der zu einem Muskel herantretenden motorischen Nervenfasern zu den in ihm enthaltenen Primitivbündeln erweislich variabel ist[1] und im allgemeinen für diejenigen Muskeln am gröfsten ausfällt, welche besonders häufige Leistungen mit besonderer Genauigkeit während des Lebens auszuführen haben (Augenmuskeln).

5. Den Angriffspunkt verschiedener Gifte, reizender sowohl als auch lähmender, bilden, allein oder doch in sehr hervorragendem Mafse, bestimmte im Bereiche der motorischen Nervenendigung gelegene Nervenabschnitte. Hieraus folgt, dafs die motorische Nervenfaser innerhalb des genannten Bezirks ihr physiologisches Verhalten ändert.

Unter den Giften, welche zum Studium dieser Frage herangezogen werden können, nimmt die erste Stelle ein das amerikanische Pfeilgift.[2]

Das amerikanische Pfeilgift: Urari, Woorara, Woorari, Wurali, Voorary, Curare, der eingedickte Saft einer Pflanze (wahrscheinlich von *Strychnos toxifera*), ist eines der heftigsten Gifte. Bringt man selbst nur eine aufserordentlich geringe Menge desselben direkt ins Blut oder in eine Wunde, so erfolgt je nach der Art des Tieres und der Wirksamkeit des Präparates der Tod in wenigen Sekunden oder Minuten. Weit langsamer wirkt das Gift von Schleimhäuten aus, wenn es auch nicht, wie BERNARD[3] früher bewiesen und aus dem endosmotischen Verhalten des Giftes erklärt zu haben glaubte, vom Darmkanal aus gar nicht resorbierbar und deshalb wirkungslos ist. Später hat BERNARD selbst gefunden, dafs gröfsere Dosen früher oder später auch vom Darme aus töten.

Die von BERNARD und KOELLIKER zuerst sorgfältig studierten Erscheinungen der Vergiftung sind folgende. Hat man einem Frosch ein Stückchen Urari, oder etwas wässerige oder alkoholische Lösung desselben, unter die Haut des Rückens in die daselbst befindlichen subkutanen Lymphräume eingebracht, so tritt nach wenigen Minuten Lähmung der willkürlichen Bewegungen ein, das Tier sinkt platt auf den Bauch mit schlaffen ausgestreckten Extremitäten, welche es weder spontan noch auf Reizung sensibler Nerven (Kneipen, Ätzen der Haut) bewegt. Die Atmung und die Lymphherzen stehen still, das Blutherz dagegen schlägt ungestört fort. In diesem Zustande zeigen sich alle willkürlichen motorischen Nerven ihrer Fähigkeit beraubt, auf Reizung ihrer Stämme die mit ihnen verbundenen Muskeln zur Zusammenziehung zu veranlassen. Man kann den blofsgelegten Ischiadicus kneipen oder den stärksten Induktionsschlägen aussetzen, es zuckt keine Faser

[1] TERGAST, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1873. Bd. IX. p. 36.

[2] Unter d. Arb. üb. d. Wirk. d. Curare sind hervorzuheben: BERNARD, *Cpt. rend.* 1850. T. XXXI. p. 533; *Leçons sur les effets des subst. toxiques et médicamenteuses.* Paris 1857. p. 238. — KOELLIKER, *Sitzber. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg* vom 29. März u. 12. April 1856; *Arch. f. pathol. Anat.* 1856. Bd. X. p. 3 u. 235; *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1858. Bd. IX. p. 434. — PELIKAN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1857. Bd. XI. p. 401. — PELIKAN u. KOELLIKER, *Verhandl. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg.* 1859. Bd. IX. p. 66. — KÜHNE, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1860. p. 44; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 477. — HABER. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 98.

[3] CL. BERNARD, *Cpt. rend.* 1850. T. XXXI. p. 533, u. *Leçons sur les effets des subst. toxiques et médicamenteuses.* Paris 1857. p. 282.

der Unterschenkelmuskeln. Ist die Quantität des verabreichten Curare grofs genug, so findet man auch die Einwirkung derjenigen Nerven, welche die unwillkürlichen Bewegungen auslösen, auf die betreffenden Muskeln aufgehoben, und ebenso ist dann auch, wie KOELLIKER bewiesen hat, die Fähigkeit der erst später zu betrachtenden Hemmungsnerven, bei Reizung die Bewegung der unter ihrem Einflusse stehenden motorischen Apparate zu sistieren, erloschen. Dagegen hat eine direkte Applikation von Reizen auf die Muskelsubstanz nach wie vor Kontraktionen der letzteren zur Folge. Es war möglich, die geschilderten Vergiftungserscheinungen durch die Annahme zu erklären, dafs die motorischen Nerven in ihrer ganzen Ausdehnung gelähmt wären, die kontraktile Substanz der Muskeln aber ihre Erregbarkeit bewahrt hätte (CL. BERNARD). Als man aber mit schärfer eindringenden Methoden darauf ausging, die einzelnen Abschnitte der motorischen Nerven, jeden für sich gesondert, dem Verkehr mit dem vergiftenden Blute auszusetzen, erkannte man bald, dafs die erwähnte Deutung sehr erheblicher Einschränkung bedurfte, um mit dem wirklichen Verhalten in Einklang zu stehen. Unabhängig voneinander zeigten KOELLIKER und BERNARD, letzterer unter Aufgabe seiner früheren Ansicht, dafs die motorischen Nervenfasern nicht in ihrem ganzen Verlaufe, sondern dafs zunächst wenigstens nur innerhalb des Muskels selbst befindliche Partien derselben dem lähmenden Einflusse des Giftes unterliegen.

Die wesentlichsten Facta sind folgende: Durchschneidet man bei einem Frosch den Ischiadicus des einen Beines, so tritt die Lähmung des peripherischen Teiles dieses Nervenstammes ganz gleichzeitig mit der des Ischiadicus der andren unversehrten Seite ein; unterbindet man dagegen die Blutgefäfse, welche zu einem Beine gehen, so bleiben die Nerven dieses Beines ungelähmt, beides zunächst Beweise, dafs das Gift nicht etwa auf die Zentralorgane des Nervensystems einwirkt und von da aus die Stämme der motorischen Nerven ergreift, sondern dafs es direkt und primär auf die peripherischen motorischen Nerven wirkt. Unterbindet man bei einem Frosche die *aorta abdominalis* oder beide *arcus aortae*, und bringt dann das Gift unter die Haut der vorderen Körperhälfte, so treten die Lähmungen nur in der vorderen Körperhälfte ein, nicht in den hinteren Extremitäten, zu deren Nerven dem Gift die Zufuhr durch das Blut abgesperrt ist. Der Frosch hüpft noch spontan mit den Hinterbeinen bei gelähmten Armen, die *nn. ischiadici* reagieren normal auf Reize, während Reizung der *nn. brachiales* keine Zuckung der Armmuskeln bedingt. Kneipt man aber die Haut des einen gelähmten Vorderarmes, oder betupft sie mit Essigsäure, so entstehen energische Abwehrbewegungen in den ungelähmten hinteren Extremitäten, keine Spur von Zuckung in den vorderen, ein sicherer Beweis dafür, dafs die Mifshandlung der gelähmten Gliedmafsen Schmerzempfindung verursacht, und dafs das Kurare weder die sensiblen Fasern noch die zentralen Enden der motorischen in ihrer Leistungsfähigkeit schädigt. Es bleibt ferner zu prüfen, ob vielleicht die Stämme der motorischen Nerven sich einer ähnlichen Immunität wie diejenigen der sensiblen erfreuen, und ob der lähmende Effekt des Giftes also nicht vielleicht allein auf die Endausbreitung der Bewegungsnerven beschränkt ist. Zur Entscheidung dieser Frage hat KOELLIKER folgende Versuche angestellt. Unterbindet man an einem Oberschenkel des Frosches die *arteria cruralis* und vergiftet dann das Tier vom Rücken aus, so bleiben, wenn

der unversehrte Schenkel schon vollständig gelähmt ist, nicht nur die unterhalb der Unterbindungsstelle vom Stamm abgehenden Nervenäste, sondern der ganze Stamm des Ischiadicus der unterbundenen Extremität noch sehr lange Zeit, mehrere Stunden hindurch, vollkommen reizbar, obwohl die Zufuhr des Giftes zu dem Stamm nicht abgesperrt ist. Unterbindet man nur die Gefäfse eines einzigen Muskels, eines Wadenmuskels des Frosches, so dafs also nur von den darin verlaufenden Nervenfasern, nicht aber von allen aufserhalb verlaufenden Zweigen und Stämmen der Giftzutritt abgesperrt ist, so bleiben diese Zweige und der Stamm ebenfalls noch lange erregbar, wenn die entsprechenden Nerven des andren Beines längst vollkommen reaktionslos sind. Aus diesen und ähnlichen Versuchen ist also zu entnehmen, dafs das Curare zunächst auf die peripherischen Enden der motorischen Nerven lähmend einwirkt, dafs demnach das Nichteintreten von Zuckungen auf Reizung des Stammes nicht Folge der verlorenen Erregbarkeit des Stammes, sondern der Lähmung der unterhalb liegenden peripherischen Faserpartien ist.

Wichtige Stützen für diese Ansicht hat FUNKE [1] durch den Nachweis geliefert, dafs die peripherischen Nervenfasern, und zwar sowohl die motorischen als auch die sensiblen, zu einer Zeit, in welcher die Reizung der ersteren von keiner Zuckung mehr gefolgt wird, nicht allein eine ungeschwächte, sondern sogar eine gesteigerte elektromotorische Wirksamkeit besitzen; die Ischiadici, die vorderen und die hinteren Rückenmarkswurzeln, welche letzteren als Repräsentanten motorischer und sensibler Nerven gewählt wurden, gaben nach der Vergiftung unerwarteter Weise beträchtlichere Ausschläge für den Strom in der Ruhe und beträchtlichere negative Schwankungen als unvergiftete Nerven. Alle diese Angaben FUNKES sind leicht zu bestätigen. Die Zunahme, welche die elektromotorische Wirksamkeit der Nerven und, wie mit VALENTIN [2] hinzuzufügen ist, der Muskeln erfährt, hat ROEBER [3] mit einem durch Gefäfslähmung bewirkten gröfseren Blutgehalt derselben in Zusammenhang zu bringen versucht.

Eine genaue anatomische Bestimmung desjenigen Nervenstücks, welches dem verderblichen Einflusse des Curare so vorzugsweise unterworfen ist, läfst sich zur Zeit nicht geben. Wir wissen nicht, ob die lähmende Wirkung des Giftes die letzten Enden der motorischen Nerven oder vielleicht eine oberhalb zwischen diesen und dem übrigen Faserverlauf gelegene intermediäre Zone betrifft, und räumen damit einen Mangel unsrer Erkenntnis ein, welcher sich um so empfindlicher bemerkbar macht, als durch denselben dem Andringen einer seit HALLERS Zeiten fortwährend diskutierten und bis heute noch nicht zum Austrag gebrachten Frage Vorschub geleistet wird, der Frage nämlich, ob dem Muskel überhaupt eine eigne Irritabilität zukommt, oder ob die mannigfachen Reizmittel, bei deren direkter Applikation auf seine Substanz Zuckungen entstehen, die muskuläre Thätigkeit nicht vielleicht indirekt durch Einwirkung auf die intramuskulären Nervenenden auslösen.[4] Es ist freilich wahr, dafs die gegenwärtigen Anschauungen der Physiologen fast ohne Ausnahme dahin neigen, der Muskelmaterie eine eigne Irritabilität zuzugestehen. Nichtsdestoweniger darf man sich nicht verschweigen, dafs gerade der Fortschritt unsres Wissens, welchen

[1] FUNKE, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1859. Bd. XI. p. 1.
[2] G. VALENTIN, PFLUEGERS *Arch.* 1868. Bd. I. p. 494.
[3] ROEBER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1869. Heft 6. p. 633.
[4] HALLER, *Mém. sur les part. sensibles et irritables.* Lausanne 1756, u. *Elementa physiologiae corp. hum.* Lausanne 1762. T. IV. p. 440; *Opera minora anat. argum.* Lausanne 1762. T. I.

wir dem Studium der Curarewirkung verdanken, der Nachweis, daſs das physiologische Verhalten der motorischen Nervenfasern innerhalb ihrer intramuskulären Bahn wesentliche Änderungen erfährt, uns aller Mittel beraubt hat, die schwebende Frage zum Abschluſs zu bringen. Die Wege, auf welchen eine sichere Entscheidung derselben zu hoffen steht, sind allerdings leicht vorzuzeichnen. Es liegt auf der Hand, daſs eine selbständige Muskelirritabilität unwiderleglich dargethan ist, wenn es gelingt, durch direkte Reizung eine Muskelpartie zur Thätigkeit zu veranlassen, welche entweder von Haus aus entschieden vollkommen nervenlos ist, oder in welcher unzweifelhaft die Nerven bis zu ihren allerletzten Enden getötet oder wenigstens der Einwirkung des betreffenden Reizes vollkommen unzugänglich gemacht sind; daſs eine solche ferner mit gleicher Sicherheit dargethan wäre, wenn sich ein bei direkter Applikation auf die Muskelsubstanz wirksamer Reiz fände, für welchen sich der unanfechtbare Beweis führen lieſse, daſs er den Nerven unter keiner Bedingung zu erregen imstande sei; daſs eine solche endlich wenigstens eine gewisse Wahrscheinlichkeit erlangte, wenn sich herausstellte, daſs ein bestimmter Reiz eine wesentlich andre Reaktionsweise des Muskels erzeugte, wenn er unter sonst ganz gleichen Bedingungen die Muskelsubstanz selbst trifft, als wenn er mittelbar vom Nerven aus wirkt. Aber so leicht es ist die Forderungen aufzustellen, von deren Erfüllung die Lösung des hier behandelten Problems abhängt, so schwierig ist es ihnen Genüge zu leisten. Denn weder ist die Natur der motorischen Nervenendigung bereits so völlig geklärt, daſs man berechtigt wäre, irgend ein Stück eines Muskels oder eines isolierten Muskelbündels für absolut frei von nervösen Elementen zu erklären, noch ist man im Besitze von Mitteln, welche zweifellos die motorischen Nerven bis zu ihren letzten Enden lähmen, noch endlich darf man in dem Umstande, daſs irgend ein Reizmittel nur bei Applikation auf den Muskel, nicht aber bei Applikation auf den Nerven Zuckungen bedingt, einen Beweis für die eigne Irritabilität der kontraktilen Substanz erblicken. Denn nichts hindert den positiven Effekt des Reizmittels im ersteren Falle auf die eigenartige Reaktion der Nervenenden, und nicht auf eine solche der Muskelbündel zu beziehen.

Welch enge Grenzen unsrem Wissen histologischerseits gezogen sind, ergibt sich aus den früheren (s. o. p. 14) Mitteilungen über das anatomische Verhalten der motorischen Nervenenden; die letzte Einschränkung, welche wir in betreff der sogenannten spezifischen Muskelreize (destilliertes Wasser) geltend gemacht haben, gründet sich auf den durch die Folgen der Curarevergiftung beigebrachten Beweis, daſs die Nervenenden thatsächlich auf bestimmte Einflüsse anders reagieren als die im Nervenstamme enthaltenen Fasern, wobei es natürlich ganz gleichgültig ist, ob die beobachteten Reaktionsunterschiede nur quantitative oder vielleicht sogar qualita-

tive sind. Eine etwas eingehendere Rechtfertigung bedarf jedoch der zweite Teil des von uns gefällten Urteils, in welchem der physiologischen Technik wenigstens gegenwärtig das Vermögen abgesprochen wird, für irgend eines der ihr zu Gebote stehenden Lähmungsmittel motorischer Nerven den Beweis zu liefern, daſs sich dasselbe im gegebenen Falle wirklich auch bis auf die äuſsersten Enden des intramuskulären Nervennetzes erstreckt. — In bezug auf das Curare selbst haben wir soeben eingeräumt, daſs über die anatomische Lage der von ihm affizierten peripheren Nervenstücke nichts Sicheres ausgesagt werden kann; hierzu kommt nun aber noch, daſs wir nicht einmal wissen, ob die von den Giftwirkungen betroffenen Partien auch wirklich ihre Erregbarkeit eingebüſst haben. Ermittelt ist im Grunde doch nur, daſs dieselben der Durchleitung einer von irgendwo oberhalb ausgelösten Nerventhätigkeit Widerstand leisten, und wir haben früher gesehen, daſs Nervenleitung und Nervenerregbarkeit getrennte Fähigkeiten sind, welche durchaus nicht immer gleichsinnig verändert werden. Es wäre folglich immerhin noch möglich, daſs die Enden der Nerven trotz der Curarevergiftung bei direkter Reizung erregt würden und ihre Erregung an die unmittelbar angrenzende kontraktile Substanz übertragen könnten.

Direkte Beweise dafür, daſs das Curare das Leitungsvermögen der peripheren Nervenenden in hohem Grade beeinträchtigt, hat v. Bezold [1] gesammelt. Er bestimmte mit Hilfe des Myographions den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckungen in verschiedenen Stadien der Urarivergiftung, und zwar einmal solcher, die durch direkte Reizung des Muskels mit Induktionsschlägen, zweitens solcher, die durch Reizung des Nervenstammes in verschiedenen Entfernungen vom Muskel ausgelöst waren. Es ergab sich dabei, daſs der zeitliche Verlauf der Zuckungen bei direkter Reizung in allen Stadien der Vergiftung genau der gleiche wie bei unvergifteten Muskeln war, daſs ebenso das Stadium der latenten Reizung ungeändert blieb. Sehr erhebliche Differenzen stellten sich dagegen bei der indirekten Reizung heraus. Erstens nahm mit dem Vorschreiten der Giftwirkung sehr schnell das durch die stärksten Reize zu erreichende Verkürzungsmaximum bis zu Null ab, d. h. bis überhaupt kein Reiz mehr eine Zuckung hervorrief. Zweitens dehnten sich die Zuckungen mit der Abnahme ihrer Intensität über gröſsere Zeiträume als bei unvergifteten Muskeln oder bei direkter Reizung der vergifteten aus. Drittens wuchs, bevor die Nervenreizung überhaupt unwirksam wurde, die zwischen dem Moment der Reizung des Nerven (1—2 cm oberhalb des Muskels) und dem Beginn der Zuckung liegende Zeit mit der zunehmenden Giftwirkung bis zu der siebenfachen Gröſse von derjenigen Zeit an, welche zwischen dem Moment der direkten Reizung und dem Zuckungsanfang lag. Es fragte sich, wo die Ursache dieser enormen Verzögerung der Wirkung des Reizes auf den Muskel gelegen sei; im Muskel selbst konnte sie nicht liegen, da der zeitliche Verlauf seiner Thätigkeit bei direkter Reizung ungeändert blieb; sie muſste also im Nerven liegen, und es galt nun zu entscheiden, ob lediglich eine Veränderung der intramuskulären Verzweigungen die Fortpflanzung der von oben kommenden Erregungen hemmte, oder ob auch das Leitungsvermögen der Fasern im Stamm abgenommen hatte. Es ergab sich evident, daſs im Anfang der Giftwirkung die verzögernde Veränderung ausschlieſslich die intramuskulären Verzweigungen betrifft, und erst

[1] v. Bezold, *Monatsber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1859. p. 698; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 168.

bei starker Giftwirkung mehrere Stunden nach der Vergiftung eine merkliche Abnahme der Leitungsgüte der Fasern im Stamm eintritt, aber bei weitem nicht in dem Grade, um einen erheblichen Teil der beobachteten Gesamtverzögerung zu erklären. Ob sie schliefslich denselben Grad erreicht, wie der Leitungswiderstand in den intramuskulären Zweigen, läfst sich mittels der durch v. BEZOLD in Gebrauch gezogenen graphischen Methode nicht nachweisen, weil die eintretende totale Leitungsunfähigkeit jener Zweige den zeitmessenden Versuch unmöglich macht. Aus Untersuchungen über die Leitungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung mittels des Differentialrheotoms [1] ist jedoch zu entnehmen, dafs das Curare die Leitungsfähigkeit der Nervenstämme zu keiner Zeit gänzlich aufzuheben vermag, sondern immer nur in verhältnismäfsig sogar unbedeutendem Grade herabsetzt. Das Wesen der Giftwirkung besteht demnach jedenfalls in der Einführung eines beträchtlichen Leitungswiderstandes in intramuskuläre Abschnitte der motorischen Nerven, welcher allmählich in zentripetaler Richtung auf die extramuskulären Fasern fortschreitet. Ob aber die zunächst betroffenen Nervenabschnitte den letzten Enden der Nerven entsprechen oder in oberhalb derselben gelegenen Nervenpartien gesucht werden müssen, wird auch durch diese Versuche nicht entschieden.

Ein andrer Versuch, die Funktionsfähigkeit der intramuskulären Nerven bis in ihre äufsersten Enden zu vernichten, liefse sich auf die früher (Bd. I. p. 629) besprochene Eigenschaft des konstanten elektrischen Stromes, die Erregbarkeit der Nervenfaser auch aufserhalb der durchflossenen Strecke im Bereiche der Anode aufzuheben, begründen. ECKHARD [2], welcher diesen Gedanken zuerst in Ausführung brachte, schickte durch einen motorischen Nerven ganz nahe seiner Eintrittsstelle in den Muskel einen starken aufsteigend gerichteten Strom und sah nach Schlufs desselben jedesmal die von einem schwachen durch die Muskelsubstanz selbst geleiteten zweiten Strom erzeugten Schliefsungs- und Öffnungszuckungen ausbleiben. Er sprach deshalb dem Muskel jedwede eigne Reizbarkeit ab. Man wird ECKHARD zugeben können, dafs die von ihm beobachtete Abnahme der Muskelerregbarkeit durch den Anelektrotonus der intramuskulären Nerven bedingt ist; dafs aber das intramuskuläre Nervennetz durch einen noch so starken, dem eintretenden Muskelnerven applizierten Strom bis in seine äufsersten Enden absolut unerregbar gemacht werden könnte, läfst sich nicht begründen. Denn abgesehen davon, dafs wir nicht wissen, ob sich die Nervenenden dem konstanten Strome gegenüber genau so wie die Nervenröhren des Stammes verhalten, ist vor allem doch zu bedenken, dafs der Annahme einer so weiten Ausbreitung des Anelektrotonus jede thatsächliche Stütze fehlt. Die Erfahrung lehrt, dafs der Anelektrotonus nur auf relativ kurze extrapolare Nervenstrecken einen absolut lähmenden Einflufs ausübt. Es kann also nicht fraglich sein, dafs die von der makroskopisch sichtbaren Eintrittsstelle der motorischen Nerven infolge von Plexusbildung (s. Bd. I. p. 520) oftmals weit entfernt liegenden, nur mikroskopisch wahrnehmbaren Endstücke desselben fast ganz der anelektrotonisierenden Wirkung des Stromes entzogen sein werden.

---

[1] STEINER, KÜHNES *Untersuch. aus dem physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1880. Bd. III. p. 394.

[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1855. Bd. I. p. 47.

Die Verminderung der muskulären Erregbarkeit gegen elektrische Reizung, welche sich bei dem ECKHARDschen Versuche regelmäfsig kundgibt, ist von I. ROSENTHAL[1] für den kurarisierten Muskel gleichfalls konstatiert worden. Wie BRUECKE[2] ferner gezeigt hat, bedürfen Muskeln der letzteren Art aber noch zu ihrer Erregung Ströme von längerer Dauer als normalbeschaffene. Es wäre zu untersuchen, ob nicht Muskeln, welche nach ECKHARDS Verfahren behandelt worden sind, das gleiche Verhalten zeigen.

Somit gewährt uns die Anwendung des konstanten elektrischen Stromes ebensowenig wie diejenige des Curare eine sichere Bürgschaft dafür, dafs der beiden Agenzien eigentümliche lähmende Einflufs die äufsersten Enden der motorischen Nerven erreicht und den Muskel in einen der Einwirkung des Nervensystems gänzlich entzogenen Apparat verwandelt. Wir verfügen also thatsächlich über kein zuverlässiges Mittel, die eigne Irritabilität der Muskeln entscheidend darzuthun, allerdings aber auch über keines, durch welches wir das Gegenteil zu erhärten imstande wären. Ein letzter Ausweg, diesem unbefriedigenden Schlufs zu entgehen, könnte vielleicht noch in dem Umstande erblickt werden, dafs es kontraktile Substanzen gibt, insbesondere die Protoplasmamassen kontraktiler Zellen, in welche Nerven zweifelsohne nicht eintreten. Aber auch hieraus ist wenig Gewisses zu entnehmen. Denn wer könnte mit Gründen widerlegen, dafs der Zellleib in nicht differenzierter Form nervöse und muskuläre Elemente ebenso in sich birgt, wie die kontraktilen Zellmassen des embryonalen Herzens, welches sich schon zu einer Zeit rhythmisch zusammenzuziehen beginnt, in welcher unsre Technik weder Muskelbündel noch Nervenfasern in ihm zu unterscheiden vermag?

VON DER LEISTUNGSFÄHIGKEIT DER MUSKELN.

§ 82.

Die Leistungsfähigkeit des Muskels oder, was dasselbe sagen will, der Grad seiner Irritabilität, hängt, wie zum Teil bereits aus dem vorhergehenden folgt, von zwei wesentlichen Bedingungen ab, von der Erregbarkeit der mit ihm verbundenen Nerven und von der normalen physikalisch-chemischen Konstitution seiner eignen Substanz. Nur dann, wenn als erwiesen anzusehen wäre, dafs dem Muskel eine eigne Irritabilität zukomme, würde das erste der genannten Momente wegfallen. In diesem Falle bliebe eben der Muskel leistungsfähig, obwohl die ihn versorgenden Nerven bis zu ihren letzten Enden ohne Alteration der kontraktilen Substanz vernichtet oder auf irgend einem Wege paralysiert wären. — Das einzig sichere Merkmal der vorhandenen normalen Konstitution des Muskels ist der Muskelstrom; sobald derselbe erloschen ist, hat auch die Kontraktionsfähigkeit des Muskels ihr Ende erreicht.

[1] I. ROSENTHAL, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1857. Bd. III. p. 185.

[2] BRUECKE, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 2. Abth. 1867. Bd. LVI. p. 594, u. ebenda. 1868. Bd. LVIII. p. 125.

Zur Erhaltung der normalen Beschaffenheit des Muskels, welche ihn zur Reaktion auf die Nervenerregung befähigt, ist, wie beim Nerven, ebensowohl eine ungestörte Ernährung durch das Blut, als auch eine zeitweilige Unterbrechung der Ruhe durch Thätigkeit erforderlich. Aufgehobener Blutzuflufs führt auch am lebenden Tiere den Muskel in den toten Zustand über; der infolge mangelnder Erregung oder Entartung seiner Nerven längere Zeit unthätige Muskel atrophiert und degeneriert allmählich. Die Ernährung allein ist imstande, alle unter physiologischen Verhältnissen eintretenden, mit Herabsetzung der Kontraktionsfähigkeit verknüpften chemischen Alterationen der Muskelsubstanz wieder auszugleichen, und die gesunkene Leistungsfähigkeit auf ihr ursprüngliches Mafs zurückzuführen; ihr Stillstand nach dem Tode und im ausgeschnittenen Muskel bedingt das allmähliche Sinken und endliche Erlöschen der physiologischen Fähigkeit; das völlige Erlöschen bezeichnet die Totenstarre des Muskels, der Ausdruck einer eigentümlichen inneren Veränderung desselben, welche sich als Tod des Muskels hauptsächlich auch durch das Verschwinden der elektromotorischen Wirksamkeit charakterisiert. Eben dieses Verschwinden des erwiesenermafsen der Muskelsubstanz selbst angehörigen Stromes beweist, dafs die Einbufse der Kontraktionsfähigkeit in der Starre nicht allein Folge der abgestorbenen Erregbarkeit der Nerven ist, sondern gleichzeitig auf einer tödlichen Veränderung der Muskelsubstanz selbst beruht.

Untersuchen wir zunächst die Erscheinungen und das Wesen der als Totenstarre bezeichneten Veränderung des Muskels, welche beiden histologischen Muskelarten, den quergestreiften wie den glatten, gemeinsam ist.

Die Erscheinungen der Totenstarre, des *rigor mortis*, sind bei den quergestreiften Muskeln folgende: Die unmittelbar nach dem Tode leicht beweglichen Glieder werden nach einiger Zeit steif und setzen der Drehung in den Gelenken beträchtlichen Widerstand entgegen; diese Steifheit hält längere Zeit an und verschwindet dann wieder allmählich. Wird während der Dauer der Starre, nach ihrer vollständigen Ausbildung, ein Glied gewaltsam gebeugt oder gestreckt, so bleibt es leicht beweglich. Die Ursache der Unbeweglichkeit der Glieder liegt in den Muskeln; die Muskeln werden steif, leisten grofsen Widerstand gegen die Ausdehnung, fühlen sich derber, fester an; durchschneidet man die Muskeln einer Extremität vor dem Eintritt der Starre, so bleibt das Glied zwar beweglich, allein die durchschnittenen Muskeln werden nichtsdestoweniger starr. Der Rigor ergreift die Muskeln der verschiedenen Teile des Körpers in einer gewissen, ziemlich konstanten Reihenfolge; er beginnt in den Muskeln des Kopfes und Halses, geht am Rumpfe abwärts zunächst auf die Muskeln der oberen Extremitäten über, welche von oben nach unten, die einen nach den andern befallen werden, und ergreift

zuletzt die Muskeln der unteren Extremitäten. In derselben Ordnung in welcher er eingetreten ist, verläfst der Rigor die Muskeln wieder, verschwindet zuerst in denen des Kopfes, zuletzt in denen der Beine. Die Zeit des Eintrittes der Starre nach dem Tode und die Dauer derselben sind verschieden bei dem Menschen und den verschiedenen Tieren, aber wechseln auch bei verschiedenen Individuen in weiten Grenzen. Nach NYSTENS, GUENTZS und SOMMERS[1] statistischen Beobachtungen variiert die Eintrittszeit der Starre beim Menschen zwischen 10 Minuten und 7 Stunden nach dem Tode; über die Ursachen, welche den Eintritt beschleunigen oder verzögern, wissen wir so gut wie gar nichts, der zeitige Eintritt findet am häufigsten bei lange vor dem Tode völlig unthätigen Muskeln (bei Typhusleichen z. B.) statt, nach andern Angaben sollen indessen auch lebenskräftige, vor dem Tode angestrengte Muskeln schnell der Starre anheimfallen. Die Dauer des Rigor schwankt zwischen 2 und 6 Tagen, er hält im allgemeinen um so länger an, je später nach dem Tode er die Muskeln befiel. Bei den verschiedenen Wirbeltierklassen treffen wir sehr verschiedene Verhältnisse in bezug auf Eintrittszeit und Dauer, am zeitigsten tritt die Starre bei den Vögeln, am spätesten bei den Amphibien ein, und hält bei letzteren auch nur sehr kurze Zeit an.

Wie bereits früher erwähnt, haben STANNIUS und BROWN-SÉQUARD[2] gefunden, dafs auch Muskeln eines lebenden Tieres jederzeit in den Zustand der Totenstarre versetzt werden können, wenn man ihnen durch Unterbindung der zuführenden Arterien den Zuflufs des ernährenden Blutes abschneidet, dafs man aber einige Zeit nach dem Eintritt der Starre die normale Beschaffenheit des Muskels durch Lösung der Ligatur und Freigeben der Zirkulation wiederherzustellen vermag. Der erste Teil dieser Beobachtung ist an warmblütigen Tieren leicht zu bestätigen, schwieriger an kaltblütigen, deren Muskeln erst nach mehrtägiger Absperrung des Blutes rigid werden und ihre Reizbarkeit verlieren. In betreff des zweiten Teils der von STANNIUS und BROWN-SÉQUARD gemachten Angaben (s. o. p. 31) hat KÜHNE gezeigt, dafs dieselben nur eine sehr beschränkte Gültigkeit besitzen und höchstens für einen gewissen niederen Grad von Starre zutreffend sind, bei welchem die Muskeln noch nicht alle Erregbarkeit für direkte Reize verloren haben. Bei vollkommen ausgeprägtem Rigor und völliger Reaktionslosigkeit der Muskeln ist dagegen keine Restitution durch erneute Blutzufuhr weder bei Warm- noch bei Kaltblütern zu erzielen.

Es gibt eine Anzahl von Substanzen, welche, in die Blutgefäfse der Muskeln injiziert, auf den Prozefs des Starrwerdens einen

---

[1] NYSTEN, *Récherches de physiol. et de chimie path.* Paris 1817. — GUENTZ, *Der Leichnam d. Menschen in seinen phys. Verwandt.* 1. Th. Leipzig 1827. — SOMMER, *De signis mortem hom. absolut. ante putredinis accessum indic.* Havniae 1833.

[2] STANNIUS, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1852. Bd. XI. p. 1. — BROWN-SÉQUARD, *Cpt. rend.* 1851. T. XXXII. p. 855 u. 897.

beschleunigenden Einfluſs ausüben. Hierhin gehört das destillierte Wasser und eine Anzahl von Giften, unter letzteren nach KOELLIKERS Versuchen Veratrin und Blausäure, nach KUSSMAUL[1] und nach RANKE[2] auch das bis zur tödlichen Wirkung eingeatmete Chloroform, nach JOHANNSEN und nach SCHMIEDEBBERG[3] das Koffein. Unter den Kalisalzen, welchen vielfach eine eigentümliche lähmende Wirkung auf die kontraktile Substanz zugeschrieben wird[4], ist nur für das Rhodankalium von BERNARD und SETSCHENOW direkt behauptet worden, daſs es zur Entwickelung der Totenstarre beiträgt, und zwar namentlich dann, wenn es in unmittelbare Berührung mit den Muskeln kommt. Bringt man daher Rhodankalium unter die Haut eines Frosches, so findet man, wenn die Intoxikation vollständig eingetreten ist, die den Lymphräumen zugekehrten Oberflächen der Muskeln rigid, die darunter befindlichen vor dem Zutritt des Giftes geschützten Fasern noch unverändert und reizbar, wie SETSCHENOW durch sorgfältige Versuche erwiesen hat.

Weiter führen wir noch an, daſs der Eintritt des Rigor beschleunigt wird durch exzessive Thätigkeit der Muskeln, anhaltenden Tetanus, sei es, daſs dieser durch anhaltende elektrische Reizung, sei es, daſs er durch die Wirkung gewisser später zu betrachtender Gifte: Strychnin, Opium, auf das Rückenmark hervorgebracht ist; der gleiche Einfluſs, und zwar in sehr hohem Maſse, kommt ferner der Wärme zu, wenn sie über gewisse bei den verschiedenen Tiergattungen wechselnde Grade gesteigert wird; und endlich begegnet man auch Angaben[5], welche dem motorischen Nerven einen direkten Einfluſs auf die Entwickelung der Totenstarre zuschreiben. Dieselbe zeigt sich in Muskeln, deren Nerven zuvor dicht an der Eintrittsstelle durchschnitten worden sind, meist später als bei solchen, welche man mit mehr weniger langen Stücken ihrer Nerven in Zusammenhang gelassen hat.

Zum Verständnis des Wesens der Totenstarre ist eine genaue physikalisch-chemische Analyse der starren Muskeln erforderlich; reicht unser Wissen in dieser Beziehung auch noch nicht zu einer sicheren Erkenntnis der Natur des fraglichen Phänomens aus, so gewährt es doch wenigstens allgemeine Aufschlüsse und unumstöſsliche Beweise gegen ältere einstmals gültig gewesene Theorien des Rigor (s. p. 96). Wegen des Unterschiedes, welcher mikroskopisch zwischen starrem und lebendem Muskelgewebe besteht, verweisen wir auf das früher (o. p. 8) gesagte. Die wesentliche physikalische Eigentümlichkeit des starren Muskels ist seine verminderte Ausdehnbarkeit, seine

---

[1] A. KUSSMAUL, *Arch. f. pathol. Anat.* Bd. XIII. p. 289.

[2] J. RANKE, BUCHNERS *Neues Repertor. f. d. Pharmacie.* Bd. XVI. p. 374.

[3] JOHANNSEN, *Über d. Wirk. des Kaffein.* Diss. Dorpat. 1869. — SCHMIEDEBERG, *Über d. Verschiedenheit der Coffeinwirk. an Rana temporaria L. u. Rana esculenta. L.* Strafsburg 1873.

[4] Vgl. RANKE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. — WEYLAND, ECKHARDS *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1869—70. Bd. V. p. 43 u. 47. — BUCHHEIM u. EISENMENGER, ebenda, p. 75.

[5] MUNK, *Allgem. medicin. Centralztg.* 1860. p. 57; *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 169. — v. EISELSBERG, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXIV. p. 229. — V. GENDRE, ebenda. 1884. Bd. XXXV. p 45. — Vgl. dagegen TAMASSIA, *Rivista sperim. di freniatria.* 1882.

Mürbheit und Zerreifsbarkeit, von Wichtigkeit ferner zur Beurteilung der Natur der Starre das bereits erörterte Aufhören der elektromotorischen Wirksamkeit (oft nach vorausgegangener Umkehr der normalen Stromrichtung) beim Eintritt derselben. In betreff der chemischen Veränderungen, welche den totenstarren Muskel kennzeichnen, hat man aus KÜHNES Untersuchungen vielfach geschlossen, dafs die hauptsächlichste derselben in der Koagulation eines im Muskelplasma gelöst enthaltenen Eiweifskörpers, des Myosins, besteht (s. o. p. 16). Der erste Teil dieses Satzes ist gewifs unanfechtbar, zumal ein ziemlich strenger Beweisgrund für seine Richtigkeit sich gewinnen läfst, wenn man die Gefäfse frisch getöteter Tiere zur Entfernung des Blutes mit verdünnten Zucker- oder Kochsalzlösungen (1%) ausspritzt und die blutleeren Muskeln sodann rasch und kräftig auspreſst. Die trübe, neutral reagierende Flüssigkeit, welche man nach diesem von KÜHNE[1] angegebenen Verfahren erhält, wird zu derselben Zeit, wie ein nicht ausgepreſster Muskel, starr, setzt flockige, derbe Gerinnsel ab und nimmt saure Reaktion an. Es wird ferner die Koagulation des ausgepreſsten Albuminats ganz in derselben Weise durch äufsere Agenzien beeinflufst, wie die Starre des unversehrten Muskels. Wie diese, so tritt auch die Koagulation der ausgepreſsten Flüssigkeit bei Fröschen weit langsamer ein, als bei Säugetieren und Vögeln; ebenso wie Froschmuskeln bei 0° viele Tage, ohne starr zu werden, aufbewahrt werden können, aber dann in der Wärme rasch erstarren, ebenso verhält es sich mit der Gerinnung der ausgepreſsten Flüssigkeit. Erwärmt man Froschmuskeln auf 40° C., so tritt die Starre augenblicklich ein; ebenso setzt die Flüssigkeit bei dieser Temperatur augenblicklich dicke Flocken eines derben Gerinnsels ab. Dafs also innerhalb des lebenden Muskels ein Eiweifsstoff gelöst existiert, dessen Ausscheidung im Tode die Totenstarre bedingt, kann kaum zweifelhaft erscheinen. Als fraglich ist jedoch anzusehen, ob dieser gerinnungsfähige Stoff KÜHNES Myosin entspricht. Um dies zu erweisen, müfste vorerst entweder die Irrigkeit aller jener durch A. SCHMIDT und seine Schüler gesammelten Erfahrungen dargethan werden, denen zufolge die Totenstarre die Bedeutung eines Fermentationsvorgangs besitzt, bei welchem ein gelöster Eiweifskörper nach Analogie der fibrinogenen Substanz des Blutes kraft eines besonderen Ferments und zwar des auch im Muskel erweislich vorhandenen Fibrinferments (s. o. p. 18) in einen unlöslichen verwandelt wird, oder gezeigt werden, dafs auch das Myosin durch Fibrinferment aus seinen Lösungen ausfällt. Keine von beiden Forderungen ist zur Zeit erfüllt.

Der Totenstarre nahe verwandt, vielleicht nur eine stärker ausgebildete Form derselben, ist die sogenannte Wärmestarre, d. h. ein mit völligem Verlust der Erregbarkeit verbundener Starrezustand, in welchen der Muskel bei

[1] KÜHNE, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1859. p. 493.

Einwirkung höherer Temperaturgrade gerät. Setzt man einen bereits totenstarren Muskel einer Temperatur von 45—55 ° C. aus, so wird derselbe härter und undurchsichtiger, als er bereits vorher war, ebenso verhält sich ein Muskel, welcher durch eine Temperatur von 40 ° C. totenstarr gemacht war. Die Temperatur, bei welcher die Wärmestarre eintritt, ist etwas verschieden bei Muskeln verschiedener Tiere, sie liegt nach KÜHNE für Froschmuskeln bei 45 ° C., für Säugetiermuskeln bei 50 °, für Taubenmuskeln bei 53 °. Dafs auch diese Wärmestarre durch Koagulation von Albuminaten, welche bei dem spontanen Eintritt der Totenstarre oder bei der Temperatur von 40 ° noch gelöst im Muskel bleiben, bedingt ist, ergibt sich unmittelbar aus dem schon früher (s. o. p. 17) geschilderten Verhalten des Muskelserums bei der Erwärmung.

Eine zweite wesentliche chemische Veränderung des Muskels, welche sich zwar nicht mit dem Beginne der Starre, aber in ihren späteren Stadien bemerklich macht, ist die von DU BOIS-REYMOND nachgewiesene, bereits an einem andren Orte (s. o. p. 20) besprochene Thatsache, dafs die neutrale Reaktion des Muskels durch Bildung freier Milchsäure in eine saure übergeht. Hiermit schliefsen aber auch unsre Kenntnisse über die bei der Totenstarre ablaufenden chemischen Prozesse ab. Die wichtigen Fragen, welche chemischen Vorgänge primär den Koagulationsprozefs und die Säuerung des Muskelserums bewirken, welche Konstitution der gerinnenden Substanz zukommt, und welche morphologische Bedeutung dieselbe besitzt, müssen vor der Hand noch unbeantwortet bleiben.

Bei den glatten Muskeln ist der *rigor mortis* weniger deutlich ausgesprochen, seine Erscheinungen aber auch noch weniger genau beobachtet; die bedingenden Ursachen desselben werden indessen vermutlich keine andern als die für die quergestreifte Muskulatur ermittelten sein.

In älterer Zeit war man allgemein geneigt, die Starre des Muskels als das Resultat einer lebendigen Kontraktion desselben, oder wenigstens eines derselben nahe verwandten Zustandes zu betrachten. Es genügt darauf hinzuweisen, dafs die physikalischen Eigenschaften des starren Muskels denjenigen des kontrahierten geradezu entgegengesetzt sind, um dieser Anschauung jeden Boden zu entziehen. Während die Elastizität des ersteren vermehrt ist, ist diejenige des letzteren vermindert, der starre Muskel besitzt kein elektromotorisches Vermögen, der kontrahierte dasjenige des ruhenden Muskels. Eine Identität oder nur Verwandtschaft beider Zustände ist mithin völlig unmöglich.

ORFILA, welchem sich andre Physiologen, so auch J. MUELLER [1], anschlossen, leitete die Starre von der Gerinnung des Blutes in den Gefäfsen des Muskels ab. Indessen wissen wir erstens durch SOMMER, dafs die Starre sich auch häufig vor dem Eintritt der Blutgerinnung ausbilden kann, können uns ferner leicht davon überzeugen, dafs andre nicht weniger blutreiche Organe als der Muskel keine der Starre entsprechende Erscheinung darbieten, und vermögen endlich nachzuweisen, dafs die Starre auch an solchen Muskeln eintritt, welche durch Ausspritzen ihrer Blutgefäfse vollkommen blutleer gemacht worden sind. Der erste, welcher die Starre auf die Gerinnung eines im Muskelrohre selbst enthaltenen Stoffes zurückzuführen versuchte, war BRUECKE.[2] Stützen für seine Ansicht lieferten ihm die mannigfachen Analogien, welche zwischen dem Phänomen der Blutgerinnung und dem des *rigor mortis* bestehen,

[1] J. MUELLER, *Hdbch. d. Physiol. d. Menschen.* Coblenz 1844. Bd. II. p. 43.
[2] BRUECKE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1842. p. 178.

und unter welchen er namentlich folgende hervorhob: Das Blut gerinnt zu einer Gallerte, sobald gewisse unbekannte Lebensbedingungen, welche nur im kreisenden Blute erfüllt sind, aufhören; die Gerinnung in den Muskeln tritt ein, wenn sie ihre Lebenseigenschaften, die Kontraktionsfähigkeit, verlieren. Blut und Muskelsubstanz gerinnen beide ohne jede Volumenveränderung; der geronnene Blutkuchen kontrahiert sich, die häufig bei der Starre eintretenden Bewegungen der Glieder (Louis) lassen sich aus einer Verdichtung des Muskelkoagulums erklären; der sich kontrahierende Blutkuchen preſst Serum aus, in späteren Stadien sammelt sich in queren Einschnitten des Muskels ebenfalls Flüssigkeit an; beginnende Fäulnis erweicht den festen Blutkuchen, die Lösung der Totenstarre ist ebenfalls entschieden Folge der eintretenden Sepsis. Alle diese von Bruecke vorgebrachten Analogien, zu denen sich jetzt noch andre hinzufügen lieſsen, machten jedenfalls in hohem Grade wahrscheinlich, daſs die Totenstarre eine der Blutgerinnung analoge Veränderung der Muskelsubstanz sei; allein bei aller Wahrscheinlichkeit war diese Ansicht doch eben nur eine Hypothese und muſste eine solche bleiben, solange die Gegenwart eines spontan koagulierbaren, dem Blutfibrin in dieser Hinsicht gleichenden Albuminats im lebenden Muskel und die Koinzidenz der Koagulation desselben mit dem Eintritt der Starre nicht direkt erwiesen war. Bruecke nahm an, daſs das Muskelgewebe aus „organisiertem Faserstoff", und zwar direkt aus Blutfibrin, welches zu diesem Behuf aus dem Blute in den Muskel transsudiere, entstehe, die Starre demnach durch die Gerinnung des zwischen den organisierten Fibrillen befindlichen vorrätigen, noch flüssigen Faserstoffs bedingt sei. Abgesehen von der nicht erwiesenen Identität zwischen Blut- und Muskelfaserstoff und eines direkten Übergangs des einen in den andren, lieſs sich entgegenhalten, daſs Brueckes eigne Versuche, durch Auspressen lebender Muskeln das gerinnbare Albuminat derselben darzustellen, stets gescheitert waren, wenn wir freilich jetzt auch wissen, daſs Bruecke recht hatte, als er das Miſslingen dieses Beweises aus der während der Operation des Pressens eintretenden Gerinnung erklärte. Wir haben gesehen, daſs Kühne diese Lücke ausgefüllt und die prinzipielle Richtigkeit der Brueckeschen Theorie auſser Zweifel gesetzt hat.

In der Reihe äuſserer Einflüsse, welche auf die Leistungsfähigkeit des Muskels bestimmend einwirken können, gebührt ebenso wie in Hinsicht des Nerven dem elektrischen Strome eine hervorragende Stellung. Die Art und Weise, wie derselbe die muskuläre Leistungsfähigkeit verändert, ist durch v. Bezold[1] näher untersucht worden.

Er prüfte zunächst die Veränderung der Erregbarkeit der vom Strome selbst durchflossenen intrapolaren Muskelstrecke nach demselben Prinzip, nach welchem Pflueger die totale Erregbarkeit der intrapolaren Nervenstrecke ermittelt hat (s. Bd. I. p. 636). Der ganze (mit Curare vergiftete) Muskel wurde zwischen zwei Elektroden eingeschaltet, welche gleichzeitig den polarisierenden konstanten Strom und den reizenden Schlieſsungsinduktionsschlag zuführen konnten, so daſs sich der letztere einmal durch den Muskel ergoſs, während sich dieser bei Ausschaltung des Kettenstromes im natürlichen Zustand befand, und unmittelbar darauf, während er von einem gleich oder entgegengesetzt gerichteten Kettenstrome von bestimmter Dichtigkeit durchflossen wurde, die Induktionsschwankung sich also im Muskel einmal von der Dichtigkeit 0 aus, das zweite Mal von der be-

[1] v. Bezold, *Unters. üb. d. elektr. Erregung d. Nerven u. Muskeln.* Leipzig 1861.

stimmten, durch die Stärke des polarisierenden Stromes gegebenen Dichtigkeitsgröfse erhob. Die Gröfse der vom Muskel am Myographion verzeichneten Zuckung diente als Mafs der Erregbarkeit. Es ergab sich, dafs durch den Muskel geleitete konstante Ströme, solange sie eine gewisse Dichtigkeit nicht überschreiten, die Erregbarkeit der durchflossenen Strecke erhöhen, bei gröfserer Dichtigkeit herabsetzen. Die erhöhende Wirkung nimmt bis zu einer gewissen Grenze mit der wachsenden Stromstärke und Schliefsungsdauer zu, jenseits derselben mit Zunahme dieser beiden Veränderlichen ab. Dieser Wendepunkt tritt früher ein, wenn der polarisierende Strom dem erregenden entgegengesetzt gerichtet ist, als wenn beide gleich gerichtet sind. In den extrapolaren, vor und hinter der vom konstanten Strom durchflossenen Strecke liegenden Muskelpartien zeigte sich keine Veränderung der Erregbarkeit. Eine direkte Bestimmung des Verhaltens der partiellen Erregbarkeit der intrapolaren Muskelstrecke ist durch v. Bezold nicht ausgeführt worden. Derselbe schliefst indessen aus der Analogie mit dem Nerven, dafs auch die intrapolare Muskelstrecke unter dem Einflufs des konstanten Stromes in zwei Zonen zerfällt, in eine an die negative Elektrode grenzende Zone erhöhter Erregbarkeit und eine an die positive Elektrode grenzende Zone herabgesetzter Erregbarkeit, beide getrennt durch einen Querschnitt unveränderter Erregbarkeit, einen Indifferenzpunkt, welcher mit der Zunahme der Stromstärke und Schliefsungsdauer vom positiven gegen den negativen Pol hin wandert und dadurch die beschriebene Änderung der totalen Erregbarkeit hervorbringt, wie dies beim Nerven ausführlich erörtert worden ist.

Die strenge Begrenzung der Erregbarkeitsänderung im polarisierten Zustand auf die intrapolare Strecke hat wahrscheinlich einen rein physikalischen Grund, darin bestehend, dafs die Muskeln zu derjenigen Art feuchter Leiter (s. Bd. I. p. 556) gehören, bei welchen es zur Bildung elektrotonoider Stromschleifen zur Seite des ihnen zugeführten Stromes nicht kommt, und bei welchen also der elektrische Strom ausschliefslich auf die intrapolare Strecke beschränkt bleibt. Die Annahme, dafs die fragliche Thatsache durch eine physiologische Differenz von Nerven- und Muskelmaterie bedingt sei, deren erstere im Gegensatz zu letzterer allein befähigt sei, den intrapolar erzeugten elektrotonischen Zustand extrapolar fortzupflanzen, entbehrt jeder Begründung.

Auf eine zweite die Leistungsfähigkeit des Muskels betreffende Wirkung des konstanten Stromes hat Heidenhain[1] aufmerksam gemacht, welcher fand, dafs die durch Ermüdung verloren gegangene Reaktionsfähigkeit des Muskels gegen Reize dadurch wiederhergestellt werden kann, dafs man einen konstanten Strom längere Zeit durch seine Substanz leitet. Die näheren Data sind folgende: Hat man einen ausgeschnittenen Muskel durch anhaltendes Tetanisieren mit Induktionsschlägen, oder durch

[1] R. Heidenhain, *Monatsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1856. p. 129, u. *Physiol. Studien.* Berlin 1856. p. 55.

längeres Eintauchen in warmes Wasser, oder durch anhaltende Dehnung mittels starker Belastungen „seiner Leistungsfähigkeit so weit beraubt, daſs er weder auf Schlieſsung und Öffnung einer DANIELLschen Batterie von 25 Elementen, noch auf die stärksten Schläge des Magnetelektromotors mit einer leisen Spur von Zuckung antwortet, so erlangt er seine verlorene Leistungsfähigkeit in geringerem oder gröſserem Maſse wieder, wenn er kürzere oder längere Zeit von dem Strome der oben bezeichneten Batterie in ab- oder aufsteigender Richtung durchflossen worden ist." Die restituierte Leistungsfähigkeit äuſsert sich in der Weise, daſs der Muskel bei der Öffnung des restituierenden konstanten Stromes wieder zuckt, ebenso bei der Schlieſsung, aber nicht bei der Öffnung eines gleich starken Stromes von entgegengesetzter Richtung, und drittens bei der Einwirkung der Induktionsschläge des Magnetelektromotors. Je länger der konstante Strom geschlossen war, desto stärker fallen die wieder erwachten Zuckungen aus. Die Restitution der Leistungsfähigkeit ist jedoch keine anhaltende; letztere vergeht nach der Öffnung sehr schnell wieder. Hat man den Strom längere Zeit durch den Muskel geleitet, so erhält man eine starke Öffnungszuckung, schlieſst man dann nach einer Pause denselben Strom aufs neue und öffnet ihn momentan darauf wieder, so erhält man wieder eine schwache Öffnungszuckung, welche ausbleibt, wenn der Strom das erste Mal nur kurze Zeit geschlossen, oder die Pause vor der zweiten momentanen Schlieſsung zu lang ausgedehnt war. Die Restitution der Leistungsfähigkeit kann durch wiederholte Schlieſsung des konstanten Stromes sehr oft an demselben Muskel wiederholt werden: es macht sich aber das allmähliche Absterben des aus dem Organismus entfernten Muskels insofern geltend, als die Restitution immer unvollkommener, die Öffnungszuckung nach jeder neuen Schlieſsung von gleicher Dauer immer schwächer ausfällt. Die restituierende Wirsamkeit des auf- und absteigenden Stromes ist verschieden; *ceteris paribus* wirkt der aufsteigende Strom schneller und kräftiger als der absteigende; bei öfterer Wiederholung der Restitution an demselben Muskel erlischt endlich die Wirkamkeit des absteigenden Stromes, während der aufsteigende noch wirksam ist.

Weiter beobachtete HEIDENHAIN, daſs die Wiederherstellung im Sinne des NOBILIschen Zuckungsgesetzes erfolgt, d. h. wie nach NOBILI mit der allmählich sinkenden Erregbarkeit des sich selbst überlassenen ausgeschnittenen Nervmuskelpräparates die Öffnungs- und Schlieſsungszuckungen des auf- und absteigenden Stromes in einer gewissen, früher (Bd. I p. 625) erläuterten Reihenfolge verschwinden, so stellen sich bei Steigerung der Erregbarkeit des Muskels durch wachsende Schlieſsungsdauer des konstanten auf- oder absteigenden Stromes die Zuckungen in der entgegengesetzten Reihenfolge ein. Um dies zu beweisen, setzte HEIDENHAIN den Muskel abwechselnd auf gleich lange Zeit auf- und absteigenden Strömen aus und steigerte allmählich die Schlieſsungsdauer. Wie nach NOBILIS Gesetz in der letzten niedrigsten Erregbarkeitsstufe nur die Schlieſsungszuckung des absteigenden Stromes übrig bleibt, so tritt auch diese Zuckung zuerst, nach der kürzesten Schlieſsung der konstanten Ströme, also nach der unvollkommen-

sten Restitution der Erregbarkeit wieder ein. Weiter tritt dem Gesetze entsprechend die Öffnungszuckung des aufsteigenden Stromes, sodann die Schliefsungszuckung des absteigenden Stromes, sodann die Öffnungszuckung des absteigenden, endlich die Schliefsungszuckung des aufsteigenden Stromes ein, so dafs zuletzt alle vier Zuckungen wie in NOBILIS erster Erregbarkeitsstufe vorhanden sind. Wenn HEIDENHAIN von häufigen Unregelmäfsigkeiten spricht, welche sich hierbei, wie bei der Prüfung des Nervenzuckungsgesetzes zeigen, so wissen wir jetzt, dafs wir den Grund derselben in den gleichen Momenten, wie die Ursache der früheren Widersprüche über das Zuckungsgesetz, vor allem in Nichtbeachtung der Stromstärke zu suchen haben.

Was nun die Erklärung der von HEIDENHAIN beobachteten Thatsachen betrifft, so handelt es sich, wie ROSENTHAL[1] richtig angibt, nicht um eine Wiederherstellung völlig erloschener Erregbarkeit, wie HEIDENHAIN glaubte, sondern nur um eine Modifikation der auf ein Minimum herabgesunkenen Erregbarkeit, und zwar offenbar um dieselbe Art von Erregbarkeitsmodifikationen, welche auch der Nerv unter ähnlichen Verhältnissen wahrnehmen läfst, und welche wir für diesen auf die polaren Nachwirkungen des konstanten Stromes zurückgeführt haben (s. Bd. I. p. 643). Die Anodenregion gerät nach Öffnung eines solchen im Muskel wie im Nerven in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit, so kommt es zur Öffnungszuckung des restituierenden Stromes, und wird ferner aus dem gleichen Anlasse von jedem neuen Reize leichter angesprochen, daher die Schliefsungszuckung bei Umkehrung der ursprünglichen Stromrichtung, wenn also die frühere Anodenregion dem Einflusse der Kathode, d. h. der Erregungswirkung des Katelektrotonus verfällt. Von den alternierenden Strömen eines Induktionsapparates, bei deren schnellem zeitlichen Verlauf überhaupt nur die wirkungsfähigeren Schliefsungsreize an der Kathode (s. Bd. I. p. 592) zur Geltung gelangen können, wird aber notwendig immer der eine oder der andre sich im Falle des umgekehrten konstanten Stromes befinden, und so erklärt sich die scheinbare Wiederlebung für Induktionsreizung im allgemeinen.

Nachwirkungen von entsprechender Beschaffenheit, d. h. andauernde Erregungen, hinterlassen aufser dem konstanten Strome aber auch kurzdauernde Induktionsströme[2], ja vielleicht selbst diejenigen Erregungen, welche durch die Muskelnerven übermittelt werden, und hier wie dort resultieren daraus Erscheinungen, welche man am besten zusammenfafst unter dem Namen der Erregungssummationen und wohl unterscheiden mufs von den uns schon bekannten Zuckungssummationen (s. o. p. 72). Das wesentliche Merkmal aller hierhergehörigen Fälle ist, dafs der gleiche submaximale Reiz, wenn er nach Ablauf eines kurzen Zeitintervalls von übrigens inkonstanter Gröfse zum zweiten Male den Muskel entweder direkt oder indirekt bei Reizung der motorischen Nerven trifft, eine stärkere

---

[1] I. ROSENTHAL, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1858. Bd. IV. p. 117.
[2] Vgl. V. KRIES u. SEWALL, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 66. — KRONECKER u. STIRLING, ebenda. 1879. p. 1. — BOHR, ebenda. 1882. p. 238.

Verkürzung als das erste Mal erzielt. Wie es scheint, ist der erste Reiz auch ersetzbar durch gewisse reizend wirkende Chemikalien und zwar speziell Natronsalze, welche letzteren die Empfindlichkeit der von ihnen durchtränkten Muskelpartien gegen die Polwirkungen elektrischer Ströme zunächst ungemein zu steigern vermögen.[1] Daſs andre chemische Reizmittel, die Kalisalze und die Säuren, ungeachtet ihrer erregenden Kraft gerade umgekehrt einen deprimierenden Einfluſs auf die Erregbarkeit der mit ihnen benetzten Muskelpartie ausüben, beruht vermutlich auf der Konkurrenz andrer Umstände, deren bereits früher von uns gedacht worden ist (s. o. p. 78). Früher oder später vernichtet freilich jedes chemische Agens, welches, mit dem Muskel in Berührung gebracht, die Substanz desselben verändert, auch die Leistungsfähigkeit desselben, und wie hinzugefügt werden muſs, gleichzeitig diejenige der motorischen Nervenenden. In bezug auf den letzteren Punkt soll zwar die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daſs es Stoffe geben möchte, welche den Nerven chemisch intakt und daher leistungsfähig erhalten, nur dem Muskel seine physiologische Konstitution und damit seine Reaktionsfähigkeit rauben; mit welchen Schwierigkeiten aber der Beweis für einen solchen spezifischen Wirkungsunterschied verknüpft ist, und wie unsicher daher die Begründung aller Angaben über spezifische Muskelgifte ausfallen muſs, folgt unmittelbar aus den Erwägungen des vorigen Paragraphen. Eine chemische Substanz, welche umgekehrt die Kontraktionsfähigkeit allein erhält oder hebt, kann wiederum nicht wohl existieren; denn dies zu leisten vermag nur eine chemische Mischung, das arterielle Blut des lebenden Organismus, und auch dieses nur unter der Bedingung der stetigen Erneuerung. Als wesentlicher Unterhalter des Muskellebens ist unter den Blutelementen auſser den Stoffen, welche direkt zur Umbildung in Mukelsubstanz verwendet werden, der Sauerstoff zu bezeichnen, wahrscheinlich weil er eben bei dieser Umbildung eine unentbehrliche Rolle spielt.

Ludwig und A. Schmidt[2] haben durch Versuche erwiesen, daſs ausgeschnittene und infolge irgend welcher Ursachen erschöpfte Muskeln bei Durchleitung defibrinierten, sauerstoffhaltigen Blutes durch ihre Gefäſse einen erheblichen Teil ihrer Leistungsfähigkeit wiedererlangen, und nach Kronecker[3] kann sogar indifferenten Kochsalzlösungen die gleiche erfrischende Kraft erteilt werden, wenn man in ihnen gewisse anorganische Salze (übermangansaures Kali) auflöst, welche ihren O leicht an oxydable Substanzen abgeben. Allerdings ist betreffs der zuzweit erwähnten Versuche hinzuzufügen, daſs dieselben aus bisher unbekannt gebliebenen Gründen keineswegs

---

[1] Biedermann, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXX. p. 367.
[2] Ludwig u. A. Schmidt, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* Jahrg. 1868. p. 1.
[3] Kronecker, ebenda. Jahrg. 1871. p. 177.

ausnahmslos gelingen. Die älteren Angaben G. v. LIEBIGS[1], wonach es schon genügen sollte, ausgeschnittene Muskeln mit einer Atmosphäre von O zu umgeben, um zu erkennen, daſs dieselben sich in diesem Gase auf einen Reiz von bestimmter Gröſse lebhafter und kräftiger zusammenziehen als in CO_2-, N- oder H-Atmosphären, sind als widerlegt anzusehen.[2]

Das Wichtigste über den Einfluſs verschiedener Temperaturgrade auf die Leistungsfähigkeit des Muskels ist in dem enthalten, was über die erregende Wirkung niederer oder hoher Wärmegrade und über die Beziehungen gesagt wurde, welche zwischen der Temperatur des Muskels zu seinem elektrischen Vermögen und zur Wärmestarre bestehen (s. o. p. 34 und 95). Des verderblichen Einflusses mechanischer Beleidigungen wurde ebenfalls bei Erörterung der sogenannten idiomuskulären Kontraktion gedacht.

Die tägliche Erfahrung am lebenden Körper und die Versuche am ausgeschnittenen Muskel lehren, daſs derselbe durch die Thätigkeit selbst ermüdet, seine Leistungsfähigkeit durch die Thätigkeit herabgesetzt wird, umsomehr, je intensiver und anhaltender dieselbe war, weniger bei dem im lebenden Körper befindlichen als bei dem ausgeschnittenen Muskel. Zum Teil beruht die Ermüdung gewiſs auf verminderter Reizbarkeit des motorischen Nerven, aber wegen der uns bereits bekannt gewordenen (s. Bd. I. p. 527) groſsen Ausdauer, welche dieselben auch sehr lange anhaltenden Erregungen gegenüber bekunden, nur zum kleinsten Teil. Die hauptsächlichste Ursache der Muskelermüdung ist jedenfalls im Muskel selbst zu suchen und zwar in seiner durch die Thätigkeit bedingten stofflichen Veränderung, als deren untrügliche Anzeichen wir die allmähliche Abnahme seiner elektromotorischen Kraft, die früher besprochene Modifikation seiner Elastizität und seiner chemischen Konstitution sowohl während der Thätigkeit als auch im Zustande der Ermüdung anzusehen haben. Das Auftreten freier Säure infolge der Muskelthätigkeit und ihre dem Grade der Muskelanstrengung proportionale Zunahme (HEIDENHAIN) lassen keinen Zweifel übrig, daſs die lebendige Aktion des Muskels notwendig Mischungsänderungen bedingt, welche rückwärts ihrer Intensität entsprechend die an eine bestimmte normale Mischung gebundene Leistungsfähigkeit des Muskels herabsetzen. Die erholende Wirkung der Ruhe beruht auf der Ausgleichung dieser Mischungsänderungen und der damit parallel gehenden physikalischen Alterationen; vollständig vermag nur das kreisende arterielle Blut die Muskelkonstitution *in integrum* zu restituieren. RANKES[3] Ansicht, daſs die Ermüdung wesentlich durch

[1] G. V. LIEBIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 393.
[2] L. HERMANN, *Unters. üb. d. Stoffwechsel d. Muskeln etc.* Berlin 1867. p. 28 u. fg.
[3] J. RANKE, *Tetanus.* Leipzig 1865; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 422; 1864. p. 320; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1865. p. 18 u. 577. — Vgl. dagegen H. ROEBER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 615. — KRONECKER, a. a. O. p. 193, u. MERUNOWICZ, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-ntw. Cl.* 1875. p. 297.

die Anhäufung von Zersetzungsprodukten des thätig gewesenen Muskels, durch die bloſse Gegenwart derselben bedingt sei und demnach auch durch Ausspülung der Muskelkapillaren mit indifferenten Kochsalzlösungen absolut beseitigt werden könne, beruht auf sehr fraglicher Unterlage.

Der Grad einer nach wiederholten Reizungen eintretenden Muskelermüdung, gleichviel ob dieselben Reihen von Einzelzuckungen oder anhaltenden Tetanus auslösen, ist nach KRONECKER [1] allein von der Frequenz der Reizungen abhängig, unabhängig aber innerhalb gewisser Grenzen von der Gröſse der Widerstände, welche der Muskel während seiner Verkürzung zu überwinden hat, d. h. also von der Gröſse der Arbeit, welche derselbe bei jeder einzelnen Kontraktion leistet.

VON DER ARBEIT DER QUERGESTREIFTEN MUSKELN.

§ 83.

Der Muskel leistet dadurch, daſs er bei seiner Verkürzung ein ihn belastendes Gewicht auf eine bestimmte Höhe zu heben vermag, eine Arbeit im Sinne der Mechanik; in der mannigfachsten Verwendung dieser Arbeit besteht die Aufgabe der Muskeln im lebenden Körper. Die Gröſse der von einem Muskel zu leistenden Arbeit hängt nach bekannten Prinzipien ab von der Gröſse des Gewichts, welches derselbe zu heben vermag, von der Höhe, bis zu welcher er es heben kann, und von der Zeit, welche er dazu beansprucht, mit andern Worten davon, wie oft er in gegebener Zeit ein bestimmtes Gewicht zu einer bestimmten Höhe erheben kann. Alle diese einzelnen Faktoren der Muskelarbeit hängen selbst wieder von andern Momenten, von der Länge der Fasern, von dem Querschnitt des Muskels, seinem Ermüdungszustand in einer zuerst durch ED. WEBER festgestellten gesetzmäſsigen Weise ab; nur einer der Faktoren, die Zeit, hat noch nicht in genügender Schärfe mit in Rechnung gebracht werden können.

Jeder Muskel ist aller möglichen Grade der Verkürzung bis zu einem gewissen Maximum, welches er auch bei der gröſsten Leistungsfähigkeit und intensivsten Erregung nicht überschreiten kann, fähig und kann, wie die Beobachtung unsrer Glieder lehrt, in jedem Verkürzungsgrad längere Zeit verharren. Kein Muskel kann bei seiner natürlichen Befestigung am Körper das Maximum seiner Verkürzung erreichen, die gröſstmögliche Verkürzung beträgt immer nur einen kleinen Bruchteil des Maximums, welches der freie ausgeschnittene Muskel erreichen kann. Die Ursache dieser für die Bewegungsmechanik auſserordentlich wichtigen Beschränkung liegt in dem Umstand, daſs die Enden der Muskeln (unmittelbar oder

[1] KRONECKER, a. a. O. u. *Arch. f. Physiol.* 1880 p. 438.

mittelbar durch Sehnen) überall sich nahe am Hypomochlion der durch sie zu bewegenden Hebel ansetzen, so daſs schon eine geringe Verkürzung das Maximum der Drehung, welches die Einrichtung der Gelenke gestattet, bewirkt. Die groſse Exkursion des Unterarms bei dem Übergange aus der gröſsten Beugung in die gröſste Streckung wird durch eine relativ sehr kleine Verkürzung des *musc. triceps brachii* hervorgebracht. Der ausgeschnittene Muskel erreicht bei vollkommener Leistungsfähigkeit das mögliche Maximum der Verkürzung, wenn erstens der erregende Reiz die hinlängliche Stärke besitzt und zweitens, wenn der Verkürzung kein erheblicher Widerstand entgegensteht. Ed. Weber [1] hat zuerst dieses Maximum an vertikal vor einer Skala aufgehängten Froschmuskeln, welche er durch den magnetoelektrischen Rotationsapparat in Tetanus versetzte, gemessen und bewiesen, daſs alle früheren Angaben über diese Gröſse bei weitem zu niedrig sind. Der geringe Widerstand, welchen das eigne Gewicht des Muskels bei vertikaler Aufhängung der Verkürzung entgegensetzt, scheint dieselbe in keiner merklichen Weise zu beeinträchtigen, nach Valentin soll sogar eine geringe Belastung des Muskels (die auch Weber verwendete, da zur genauen Messung nach seiner Methode eine gewisse Spannung erforderlich war) die Verkürzungsgröſse erhöhen. Selbstverständlich sind die in Rede stehenden Werte sicherer und bequemer mit Hilfe der vielbesprochenen graphischen Methoden zu bestimmen.

Webers zahlreiche Messungen haben zu folgenden Resultaten geführt: Die Gröſse der möglichen Verkürzung ist (auſser von der Leistungsfähigkeit) lediglich von der Länge der Muskelfasern abhängig, nicht von der Zahl der Fasern, also dem Querschnitt des Muskels. Zwei gleichlange Muskeln zeigen annähernd dasselbe Verkürzungsmaximum, auch wenn der eine einen zehnmal gröſseren Querschnitt besitzt; zwei Muskeln von sehr verschiedener Länge geben sehr verschiedene absolute Zahlen für die fragliche Gröſse, aber dieselben oder ziemlich gleiche relative, auf die Länge bezogene Werte. Man drückt demnach die Verkürzungsgröſse in Prozenten der Länge aus. Bei zwölf Froschmuskeln (*musc. hyoglossus*) schwankte ihr Maximum zwischen 65 und 85 % der Länge, das Mittel betrug 72 %, also fast ¾ der Länge.

Die erwähnten auſserordentlich hohen Verkürzungsgröſsen erreicht der Muskel nur bei dauernder tetanischer Kontraktion, also einer Reihe ineinander verschmolzener und sich untereinander summierender (s. o. p. 72) Zuckungen, nicht bei einer einfachen elementaren Zuckung, und verharrt auch keineswegs trotz andauernder elektrischer Reizung auf dem erlangten Kontraktionsmaximum, sondern beginnt sich alsbald wieder zu verlängern, anfangs mit beschleunigter, dann aber mit immer mehr verzögerter Geschwindigkeit. Weber setzte bei einem Muskel von 42,1 mm Länge die Reizung 476 Sek. fort; derselbe verkürzte sich in den ersten 9 Sek. bis auf 19,7 mm, verlängerte sich so-

[1] Ed. Weber, R. Wagners *Hdwörth. d. Physiol.* Bd. III. Abth. 2. p. 70 u. fg.

dann bis zur 45. Sek. mit steigender Geschwindigkeit, so daſs die Zeit, welche er zur Verlängerung um 1 mm brauchte, von 8 Sek. auf 3 Sek. fiel, von da ab bis zum Ende des Versuches mit beträchtlich abnehmender Geschwindigkeit, so daſs schlieſslich während der Verlängerung um 1 mm 126 Sek. verflossen; selbst nach 476 Sek. hatte der Muskel seine natürliche Länge, wie er sie im unthätigen Zustande besaſs und nach Unterbrechung der Reizung augenblicklich wieder annahm, noch nicht erreicht. Es läſst sich nach WEBERS Zahlen zur besseren Veranschaulichung dieser Verhältnisse leicht eine Kurve auf die Zeit als Abscissenachse bezogen konstruieren, deren Verlauf sich nach dem Gesagten nicht gleichmäſsig gestalten kann, sondern mit einer steilen Ansteigung bis zur 9. Sek. beginnen, darauf einen relativ jähen Abfall erfahren und endlich eine sehr allmählich zunehmende Senkung erkennen lassen wird. Genauer analysiert ist bisher nur der erste von dem noch unermüdeten Muskel entworfene Abschnitt der Tetanuskurve. Dieser Kurventeil besitzt in reinen Fällen die mathematischen Eigenschaften einer Hyperbel.[1]

Ist der Muskel bei anhaltender Reizung infolge der zunehmenden **Ermüdung**, trotz der fortdauernden Thätigkeit, ziemlich bis zur ursprünglichen Länge vom Verkürzungsmaximum zurückgekehrt, so erholt er sich durch Ruhe einigermaſsen wieder, so daſs er nach einiger Zeit auf erneute Reizung sich wieder verkürzt, wenn er auch das vorhergehende Maximum nicht wieder erreicht, um so weniger, je gröſser die Erschöpfung, je öfter die Anstrengung schon wiederholt war. Nur im lebenden Körper ist unter den erörterten Bedingungen die Erholung vollständig.

Nachdem wir somit die Maximalgröſse der Verkürzung, wenn derselben kein Widerstand geleistet wird, kennen gelernt haben, haben wir jetzt zu untersuchen, wie groſs die Verkürzung bei verschiedenen Graden des Widerstandes ausfällt. Genau meſsbare und vergleichbare Widerstandsgrade erhält man dadurch, daſs man den Muskel mit verschiedenen Gewichten belastet; es ergibt sich, daſs die Verkürzungsgröſse (bei gleicher Erregungsstärke) mit der Zunahme der Belastung sinkt und endlich bei einer gewissen Belastung Null wird, mit andern Worten, daſs der Muskel bei seiner Thätigkeit gröſsere Gewichte weniger hoch als kleinere hebt, ein gewisses Gewicht gar nicht mehr zu heben imstande ist. Beschwert man den Muskel bei hintereinander folgenden Kontraktionen mit wachsenden Gewichten, so wird die Erniedrigung der Verkürzungsgröſse nicht ausschlieſslich durch den zunehmenden Widerstand, sondern in hohem Grade auch durch die zunehmende Ermüdung verursacht; um daher vergleichungsfähige Werte für die verschiedenen Widerstandsgröſsen (Belastungen) entsprechenden Verkürzungsgrade zu erhalten, müssen wir den Einfluſs der Ermüdung eliminieren, die für verschiedene Belastungen gefundenen Verkürzungen auf gleiche Ermüdungsstadien reduzieren. Dies geschieht durch eine höchst einfache von WEBER angegebene Rechnung. Um zu erfahren, welche Verkürzungsgröſse einem Muskel bei 10 g, welche bei 20 g Belastung zukommt, belastet man ihn zuerst mit 20 g, dann mit

[1] BOHR, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 233.

10g, dann wieder mit 20 g, und mifst die jedesmalige Verkürzung. Im ersten Versuche war der Muskel weniger, im dritten mehr als im zweiten ermüdet, nimmt man aber das Mittel aus den im ersten und dritten Versuche gefundenen Werten, so erfährt man, welche Verkürzungsgröfse bei 20 g Belastung bei gleicher Ermüdung der bei 10 g gefundenen entspricht.

Einige der auf diese Weise umgerechneten Werte für die Verkürzungsgröfsen bei verschiedener Belastung entnehmen wir aus Webers zahlreichen Beobachtungen an verschiedenen Exemplaren des *musculus hyoglossus* des Frosches (s. d. untenstehende Tabelle). Die Verkürzungsgröfsen sind in Millimetern angegeben, die für das Ermüdungsstadium angegebene Zahl bedeutet, bei dem wievielsten Kontraktionsversuche der betreffende Wert gefunden wurde. Es ist diese Zahl natürlich nicht als genaues Mafs des Grades der Ermüdung zu betrachten, noch weniger sind gleiche Zahlen bei verschiedenen Muskeln als Ausdruck einer und derselben (absoluten) Ermüdungsgröfse anzusehen. Die Zahlen können nur dann bei einem Muskel dem Ermüdungsgrade proportional sein, wenn alle Kontraktionsversuche, welche in einer Reihe hintereinander angestellt worden sind, mit derselben Stärke des Reizes, mit derselben Belastung, von gleichlanger Dauer und von gleichlangen Erholungspausen unterbrochen gewesen sind.

Ursprüngliche Länge des Muskels.	Ermüdungsstadium.	Verkürzungsgröfse bei Belastung mit:						
		5 g	10 g	15 g	20 g	25 g	30 g	35 g
mm	2	33,8	30,9	—	—	—	—	—
	4	29,9	27,0	—	—	—	—	—
	8	20,9	10,7	—	—	—	—	—
39,8	12	10,5	4,5	—	—	—	—	—
	18	4,1	1,9	—	—	—	—	—
	22	3,0	1,8	—	—	—	—	—
	3	27,1	27,0	27,0	—	—	—	—
	8	25,4	24,8	23,9	22,8	21,3	18,7	—
43,0	18	22,3	19,7	15,7	12,3	9,2	7,2	—
	28	20,3	14,8	9,5	6,7	4,8	3,9	—
	48	17,2	7,4	4,0	1,9	1,7	1,3	—
	4	27,6	—	25,1	—	11,4	—	6,3
48,0	10	27,3	—	11,8	—	4,3	—	2,8
	31	3,8	—	0,7	—	0,3	—	0,2
	40	2,1	—	0,4	—	0,2	—	0,1
	3	28,3	—	—	16,4	—	—	5,4
48,0	11	22,8	—	—	6,2	—	—	2,6
	21	18,4	—	—	0,8	—	—	0,1

Der Muskel übt, während er sich verkürzt, eine Kraft aus, welche am gröfsten im Beginn der Verkürzung ist, mit der Zunahme der Verkürzung abnimmt und endlich im höchsten Grade derselben Null wird (s. o. p. 57). Ein Mafs

die Kraft, welche der Muskel in jedem Stadium der Kontraktion
itzt, gibt uns das Gewicht, welches er bis zu der betreffenden
he hebt; er hebt das Gewicht so hoch, bis die verkürzenden Kräfte,
che ihn in die zweite, dem thätigen Zustande entsprechende
ürliche Form überzuführen streben, und die Schwerkraft des
wichtes sich das Gleichgewicht halten. Die gröſste im Beginn
Kontraktion vorhandene Kraft des Muskels drückt dasjenige
wicht aus, welches er, in Thätigkeit versetzt, gar nicht erhebt,
ch welches er aber auch nicht ausgedehnt wird. Will man die
ft verschiedener Muskeln vergleichen und bestimmte Werte für
selbe aufstellen, so führt man die der Maximalkraft ent-
echenden Gewichte auf.

Ed. Weber hat erwiesen, daſs die Gröſse der Kraft, welche
Muskel auszuüben imstande ist, lediglich von der Gröſse des
erschnittes, also von der Zahl der nebeneinander ver-
igten Fasern, nicht aber von der Länge der Fasern
hängt. Zwei Muskeln von gleicher Beschaffenheit, gleicher
stungsfähigkeit, gleicher Ermüdung, besitzen genau dieselbe Kraft,
in sie denselben Querschnitt haben, auch wenn die Fasern des
en zehnmal so lang sind, als die des andren. Das Gewicht,
ches jeder derselben eben nicht mehr zu heben vermag, ist bei
den dasselbe, geringere Gewichte wird der zehnmal längere
skel auf die zehnfache Höhe heben, als der kürzere. Es leuchtet
ier ein, daſs, wenn wir als Maſs für die Maximalkraft eines be-
nmten Muskels das Gewicht angeben, welches er eben nicht mehr
en kann, welches der im Beginn der Thätigkeit wirkenden ver-
zenden Kraft das Gleichgewicht hält, wir die Gröſse des Quer-
nittes hinzufügen müssen, um einen vergleichungsfähigen, die
aft der diesen Muskel konstituierenden Muskelsubstanz bezeichnen-
Wert zu erhalten. Zwei gleichnamige Muskeln verschiedener
lividuen können infolge verschiedener Dicke sehr verschiedene ab-
ute Werte für ihre Maximalkraft geben und doch die gleiche
tive Kraft besitzen, d. h. auf gleiche Querschnitte reduziert,
selben Gewichte *ceteris paribus* gleich hoch heben. Umgekehrt,
nn wir bei zwei Muskeln von gleichem Querschnitt die gröſste Kraft
schieden groſs finden, wissen wir, daſs in beiden die Muskel-
stanz an sich verschiedene Kraft haben muſs, sei es infolge ver-
iedener ursprünglicher Befähigung, sei es infolge verschiedener
müdungsgrade oder von Einwebung fremder Elemente in ver-
iedenem Grade. Um also ein allgemeines Maſs der Muskelkraft
erhalten, hat man nach Weber die für einen gegebenen
uskel gefundene Kraft auf eine bestimmte Querschnitts-
nheit, auf einen □cm Querschnitt zu reduzieren, indem
n das der Kraft des Muskels gleiche Gewicht durch dessen
erschnitt dividiert. Die Gröſse des Querschnittes, welche sich
cht unmittelbar messen läſst, findet man, wenn man das Volumen des

Muskels durch seine Länge dividiert; das Volumen des Muskels erhält man, wenn man sein absolutes Gewicht mit dem spezifischen Gewicht der Muskelsubstanz dividiert.

Die Bestimmung der Kraft eines Muskels wird auf folgende Weise ausgeführt. Es gilt, das Gewicht zu finden, welches der aufgehängte Muskel, nachdem er im unthätigen Zustande durch dasselbe ausgedehnt worden ist, bei der Thätigkeit so hoch hebt, daſs er gerade seine natürliche Länge, welche ihm in der Unthätigkeit im unausgedehnten Zustande zukommt, erlangt. Wollte man so lange mit verschiedenen Belastungen experimentieren, bis ein Gewicht, welches genau den Anforderungen entspräche, gefunden wäre, so würde man falsche Werte erhalten, da der Muskel schnell ermüdet, und folglich bei einer Reihe von Kontraktionen mit jeder Kontraktion das der Maximalkraft entsprechende Gewicht geringer werden muſs. Weber belastet daher im ersten Versuche den Muskel mit einem Gewicht, welches nach ungefährer Schätzung dem gesuchten gleichgehalten wird; hebt der Muskel dasselbe bei der Thätigkeit nicht so hoch, daſs er seine natürliche Länge erreicht, so wird im zweiten Versuche ein um so viel kleineres Gewicht ihm angehängt, daſs er sich damit über seine natürliche Länge verkürzt; durch einfache Rechnung findet man sodann das zwischen beiden Gewichten liegende, welches der Muskel zu der gesuchten Höhe durch Verkürzung auf seine natürliche Länge gehoben haben würde. Auf diese Weise ergibt sich als Maſs der Kraft für einen □cm des *musculus hyoglossus* vom Frosche ein Gewicht von 682,2 g.

Folgendes Beispiel erläutert die Bestimmung der Maximalkraft des Muskels. Ein Hyoglossus des Frosches besaſs im unthätigen, unausgedehnten Zustande eine Länge von 25 mm. Bei Belastung mit 31,2 g, welche ihn im unthätigen Zustande auf 47,6 mm ausdehnten, verkürzte er sich bei Tetanisierung auf 10 mm, also über die natürliche Länge; er wurde daher im zweiten Versuche mit 41,2 g beschwert, welche ihn im unthätigen Zustande auf 48,2 mm dehnten, mit welchen er sich während seiner Thätigkeit nur auf 33 mm, also nicht bis zur natürlichen Länge, verkürzte. Daraus berechnet sich das Gewicht, mit welchem er sich gerade auf 25 mm verkürzt haben würde, welches also das Maſs seiner gröſsten Kraft nach Weber ist, auf 36,2 g. Der Muskel wog 0,265 g. Sein sp. Gewicht zu 1,058 angenommen, ergibt sich demnach auf die oben erwähnte Weise sein Volumen $= \frac{0,265}{1,058} = 0,2504$ ccm, sein Querschnitt bei 36,2 g Belastung, durch welche er auf 4,79 cm ausgedehnt werden würde, $= \frac{0,2504}{4,79}$ $= 0,05227$ □ cm. Folglich beträgt das Maſs der Muskelkraft für einen □ cm $\frac{36,2}{0,05227} = 682,2$ g.

Fragen wir nach dem Werte dieser Zahl, so müssen wir derselben die Bedeutung als allgemein gültiger Gröſse für die Kraft eines □cm Muskelsubstanz überhaupt absprechen; sie drückt zunächst eben nur die Kraft des *musculus hyoglossus* vom Frosche aus, und

zwar nur die des ausgeschnittenen Muskels. Es ist mit Bestimmtheit vorauszusetzen, daſs die Kraft desselben Muskels im lebenden Körper gröſser, daſs der gefundene Wert infolge der schon bei der zweiten Kontraktion bei so beträchtlicher Belastung eingetretenen erheblichen Ermüdung auch für den ausgeschnittenen Muskel etwas zu niedrig ausgefallen ist. Sicher ist ferner, daſs die Kraft gleicher Querschnittseinheiten verschiedener Muskeln desselben Tieres nicht unbeträchtlich verschieden ist, so daſs die 682,2 g nicht einmal als Kraftmaſs eines □ cm Froschmuskels überhaupt gelten können. VALENTIN[1], welcher nach WEBER sich vielfach mit Kraftbestimmungen beschäftigt hat, fand bei Versuchen an verschiedenen Froschmuskeln enorme Differenzen der nach WEBER bestimmten Maximalkraft (welche VALENTIN Gleichgewichtskraft nennt); so erhielt er für einen □ cm des Hyoglossus 747 g (also mehr als WEBER), für dieselbe Einheit des Sartorius 1091 g, für den □ cm des Gastrocnemius aber gar 1805 g, also beinahe die dreifache Kraft von der des Zungenschildknorpelmuskels. Zu alledem kommt aber noch, daſs das Kraftmaſs eines Muskels ferner auch von der Beschaffenheit des tetanisierenden Reizes abhängt, und zwar, maximale Reizungen vorausgesetzt, von der Frequenz derselben.[2] Um wirklich vergleichbare Werte zu erhalten, müſste also auch in der letzterwähnten Beziehung das möglichst günstigste Verhältnis durchgehends gewählt werden, welches bei ca. 50 Reizen in der Sekunde gegeben sein dürfte.

Die höchsten Werte für die Querschnittseinheit des Froschgastrocnemius (2300—3000 g) erhielt I. ROSENTHAL,[3] als er das maximale Gewicht bestimmte, mit welchem ein gestützter Hebel belastet werden muſste, um durch den zuckenden Muskel nicht mehr von seiner Unterlage entfernt zu werden. Hebel und Unterlage stellten eine gut leitende Nebenschlieſsung zu einem Stromkreise dar, in welchem sich ein elektromagnetischer Glockenapparat eingeschaltet befand. Jedes Losreiſsen des Hebels von seinem metallischen Stützpunkt muſste somit durch ein Tonsignal angezeigt werden.

Die relativ geringe Kraft des Hyoglossus ist nach VALENTIN durch seine beträchtliche Dehnbarkeit bedingt, und diese wiederum dadurch, daſs ein □ cm Hyoglossus weniger Muskelfasern und mehr beigemengtes Bindegewebe enthält, als der gleiche Querschnitt des Sartorius oder Gastrocnemius.

Neben der von WEBER sogenannten Maximalkraft eines Muskels (Gleichgewichtskraft VALENTINS) hat VALENTIN noch eine zweite Maſsgröſse als Maximalkraft bezeichnet, das Gewicht nämlich, welches dem ruhenden Muskel angehängt und ihn dehnend bei Reizung desselben nicht mehr gehoben wird. VALENTIN fand diese Kraft für 1 □ cm des Hyoglossus = 3,508 kg, für 1 □ cm des Sartorius = 5,59 kg in einem Falle. Wir erfahren auf diese Weise die gröſste Kraft, deren ein Muskel überhaupt fähig ist, während wir nach WEBER nur diejenige Kraft berechnen, welche der thätige Muskel ausübt, zur Zeit wenn er die Länge des ruhenden hat.

Selbstverständlich darf man den für einen Froschmuskel gefundenen Kraftwert nicht ohne weiteres auf die Muskeln andrer

[1] VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol. d. Menschen.* 2. Aufl. Braunschweig 1847—50. Bd. II. Abth. 1. S. 28.

[2] BERNSTEIN, *Arch. f. Physiol.* Supplbd. 1883. p. 88.

[3] I. ROSENTHAL, *Cpt. rend.* 1867. T. LXIV. p. 1143.

Tiere oder des Menschen übertragen, da die Muskelfaser eines Säugetieres sehr wohl an sich zu gröfseren Kraftäufserungen befähigt sein kann, als die des Frosches. Direkte Bestimmungen der Muskelkraft höherer Tiere fehlen noch gänzlich, weil bei ihnen Leistungsfähigkeit der Muskeln nach dem Tode oder nach der Entfernung aus dem Körper allzu rasch erlischt.

Einen indirekten Weg, die Maximalkraft der menschlichen Wadenmuskeln im lebenden Körper zu messen, hat Ed. Weber angegeben. Er fand dieselbe = 0,836 k, hält aber einen gröfseren Wert von etwas über 1 kg für richtiger. Henke und Knorz berechnen dagegen unter Korrektur eines von Weber übersehenen Fehlers aus den Versuchsdaten Webers einen vierfach gröfseren Wert von ca. 4 kg. Eigne Bestimmungen der Gewichtsgröfsen, welche die Dorsalflexion des Fufses und die Beugung des Unterarms verhinderten, ergaben ihnen als muskuläre Maximalkraft pro □ cm im ersteren Falle für die Strecker des Fufses einen Wert von 5,9 kg; im zweiten Falle für die Beuger des rechten Unterarms einen solchen von 8,991 kg, für diejenigen des linken endlich einen Wert von 7,38 kg. Sie schliefsen hieraus allgemein, dafs die Extensoren des Fufses absolut schwächer seien als die Flexoren des Unterarms.[1] In allen diesen Fällen gab jedoch stets der Wille den Reiz ab, welcher die Muskulatur zur Verkürzung brachte, ein Reiz also, welchen wir nach keiner der oben p. 109 angegebenen Richtungen hin als maximalen ansehen dürfen, welcher also auch nicht geeignet ist, uns über die Maximalkraft unsrer Muskeln ausreichenden Aufschlufs zu verschaffen.

Die Methode, nach welcher Weber die Kraft der Wadenmuskeln am lebenden Menschen mafs, ist kurz folgende: Wenn wir auf dem Boden stehend uns auf die Zehen erheben, so hebt die Kraft der Wadenmuskeln, welche an der Ferse ziehen, die Last des Körpers, welche auf die Achse des Fufsgelenkes im Sprungbeine drückt, dadurch, dafs sie den einarmigen Hebel, welchen der Fufs von der Ferse bis zum Zehengelenk bildet, um das Hypomochlion in diesem Gelenk dreht. Der Hebelarm, an welchem die Kraft wirkt, hat die ganze Hebellänge, der Arm, auf welchen die Last drückt, dagegen nur die Länge vom Zehen- bis zum Fufsgelenk. Vergröfsert man nun die Last des Körpers allmählich dadurch, dafs man an einem die Leibesmitte umfassenden Gürtel immer schwerere Gewichte anhängt, so kommt man notwendig zu einem Punkte, wo die Wadenmuskeln die Ferse nicht mehr vom Boden abzuheben imstande sind, wo sich also Last und Kraft das Gleichgewicht halten. Nach bekannten Regeln berechnet man nun, wie grofs die Last sein würde, wenn sie an demselben Hebelarme wie die Kraft wirkte; das gefundene Gewicht gibt alsdann das Mafs für die Kraft der Wadenmuskeln beider Beine. Durch Messungen und Wägungen an Leichnamen bestimmte Weber den mittleren Durchschnitt der drei Muskeln: Gastrocnemius, Plantaris, Soleus, und berechnete daraus die oben angegebene Kraftgröfse für 1 □ cm menschlicher Wadenmuskeln.

---

[1] Vgl. HENKE, *Ztschr. f. rat. Med.* 1865. III. R. Bd. XXIV. p. 247, u. ebenda. 1868. Bd. XXXIII. p. 108. — KNORZ, *Ein Beitr. z. Best. d. absolut. Muskelkr.* Diss. Marburg 1865. — HAUGHTON, *Proceedings of the Royal Society of London.* 1867. Vol. XVI. p. 19. — KOSTER, *Nederlandsch Archief voor Genees- en Natuurk.* 1867. Bd. III. p. 31.

Die erwähnte Korrektur, welcher HENKE und KNORZ das WEBERsche Meſsverfahren unterworfen haben, bezieht sich im wesentlichen auf die Bestimmung der Hebellängen für die Kraft und der Lage des Drehpunktes. Ihnen zufolge ist letzterer im Sprunggelenke und nicht im Köpfchen des Metatarsus zu suchen, und der Hebelarm, an welchem die Kraft wirkt, nicht gleich dem horizontalen Abstand von Ferse und eben jenem Köpfchen, sondern nur gleich dem horizontalen Abstande von Ferse und Talusachse, also viermal kleiner als nach der WEBERschen Annahme.

Es handelt sich schlieſslich darum, die Nutzwirkung der sich verkürzenden Muskeln zu bestimmen. Das vom Muskel erhobene Gewicht erlangt nach bekannten physikalischen Begriffen einen mit der Erhebungshöhe zunehmenden Nutzeffekt, insofern dasselbe von dieser Höhe herabfallend eine zu beliebigen Zwecken verwendbare lebendige Kraft gewinnt; die Gröſse dieser Kraft hängt von der Schwere des Gewichtes und von der Höhe, bis zu welcher es gehoben war, ab; man erhält daher einen Ausdruck für den Nutzeffekt, wenn man das Gewicht mit der Erhebungshöhe multipliziert. Erhebt ein Muskel 10 g 20 mm hoch, und 30 g 5 mm, so beträgt der Nutzeffekt in ersterem Falle 200, im zweiten 150. Auch hier ist es die klassische Arbeit von ED. WEBER, durch welche wir genaue Aufschlüsse über die Gröſse des Nutzeffektes und deren Abhängigkeit von verschiedenen Umständen erhalten haben. Wie das Kraftmaſs, um vergleichbare Werte zu erhalten, auf die Querschnittseinheit zu reduzieren war, so hat WEBER auch das Maſs für den Nutzeffekt auf solche Einheiten reduziert, und zwar auf die Querschnittseinheit = 1 □ cm und die Längeneinheit = 1 cm, da das Gewicht, welches ein Muskel hebt, der Gröſse des Querschnitts, die Höhe, zu der er es hebt, der Länge seiner Fasern proportional ist. Man hat demnach im gegebenen Falle die Hubhöhe durch die Länge des Muskels, das gehobene Gewicht durch den Querschnitt zu dividieren.

Untersuchen wir zunächst, unter welchen Verhältnissen der Nutzeffekt eines Muskels steigt und sinkt, bei welcher Belastungs- und Kontraktionsgröſse er sein Maximum erreicht, so belehren uns darüber folgende obiger Tabelle entnommene Zahlen:

Bei dem zweiten Muskel betrug im 8. Kontraktionsversuche:

die Hubhöhe in mm	25,4	24,8	23,9	22,8	21,3	18,7
die Belastung in g	5	10	15	20	25	30
der Nutzeffekt also:	127	248	358,5	456	532,5	561,0

im 18. Kontraktionsversuche:

die Hubhöhe in mm	22,3	19,7	15,7	12,3	9,2	7,2
die Belastung in g	5	10	15	20	25	30
der Nutzeffekt also:	111,5	197	235,5	246	230	216

Es geht aus diesen Zahlen hervor, daſs der gröſste Nutzeffekt nicht mit dem gröſsten Grade der Verkürzung zusammenfällt; es tritt derselbe aber auch nicht dann ein, wenn der Muskel seine gröſste Kraft entwickelt, sondern bei mittleren Graden der

Verkürzung und Belastung, ein Ergebnis, zu welchem nach den verschiedenartigsten Untersuchungen auch alle späteren Forscher[1] gekommen sind. Im Moment der gröfsten Kontraktion ist die Kraft gleich Null, im Moment der gröfsten Kraftäufserung die Kontraktion gleich Null, der Nutzeffekt ist aber das Produkt aus beiden, mufs also Null sein, wenn eines von beiden gleich Null ist. Es geht ferner aus den oben p. 111 für die Abnahme von Verkürzungsgröfse und Kraft ermüdeter Muskeln beigebrachten Zahlenbelegen hervor, dafs die Ermüdung den Nutzeffekt beträchtlich ändert. Wir haben gesehen, dafs Verkürzungsgröfse und Muskelkraft erniedrigt werden mit der zunehmenden Ermüdung des Muskels, allein nicht in gleichem Grade, die letztere fällt weit schneller ab als die erstere. Während der zweite Muskel obiger Tabelle im unermüdeten Zustande 5, 10 und 15 g fast genau gleich hoch erhob, zeigen sich mit der Ermüdung schnell zunehmende Differenzen der Verkürzungsgröfse bei verschiedenem Widerstande, so dafs der Muskel im 48. Kontraktionsversuche 10 g wenig über ein Dritteil so hoch als 5 g erhob; die Verkürzungsgröfse bei 5 g war durch die Ermüdung von 27 auf 17 mm, bei 10 g aber von 27 auf 7 mm erniedrigt. Setzt man die Kontraktionsversuche noch weiter fort, so tritt endlich der Fall ein, dafs der Muskel, während er sich bei der kleineren Belastung noch beträchtlich verkürzt, bei der gröfseren sich gar nicht mehr verkürzt oder sogar verlängert, wie WEBERS Versuche lehren. Fragen wir nun, in welcher Weise die Gröfse des Nutzeffektes bei dieser ungleichen Abnahme von Kraft und Hubhöhe sich ändert, so ergibt sich folgendes: Für dieselbe Last, also für 5 g z. B., wird der Nutzeffekt mit der Ermüdung der Abnahme der Hubhöhe proportional kleiner; bei verschiedenen Belastungen dagegen findet man, dafs anfangs im unermüdeten Zustande das Maximum des Nutzeffektes erst bei ziemlich hohen Lasten, mit der zunehmenden Ermüdung aber bei immer niedrigeren Lasten eintritt. So findet sich im 8. Ermüdungsstadium unseres Beispiels das Maximum des Nutzeffektes erst bei einer Belastung von 30 g, im 18. Stadium bereits bei 20 g; im 43. Stadium erreichte derselbe Muskel sogar schon bei der kleinsten Last von 5 g seinen gröfsten Nutzeffekt. Daraus folgt nach WEBER, dafs die Muskeln im ermüdeten Zustande „bei leichterer Arbeit unverhältnismäfsig mehr zu leisten imstande sind, als wenn sie zu schwerer Arbeit verwandt werden.“

Vergleichen wir die Gröfse des Nutzeffektes bei verschiedenen Muskeln und zwar, um vergleichbare Zahlen zu haben, auf die Volumeneinheit des Muskels berechnet, so ergibt sich aus den Beobachtungen WEBERS am *musc. hyoglossus*, dafs sogar ein und derselbe

---

[1] R. HEIDENHAIN, *Mechan. Leist., Wärmeentwickel. u. Stoffwechsel bei d. Muskelthätigkeit.* Leipzig 1864. — A. FICK, *Unters. üb. Muskelarbeit.* Basel 1867. — TIEGEL, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 133. — I. ROSENTHAL, *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 187. — RICHET, *Physiol. des muscles et des nerfs.* Paris 1882. p. 192.

Muskel bei verschiedenen Individuen beträchtliche Differenzen zeigt; der eine hebt geringe Lasten, der andre große Lasten höher, als der andre, mit andern Worten: das Verhältnis der Kraft, mit welcher ein Muskel sich zu verkürzen strebt, zur Länge, um welche er sich verkürzt, ist bei verschiedenen Muskeln ein verschiedenes; bei dem einen ist die Kraft größer, insofern er größere Lasten noch zu heben fähig ist, bei dem andren die Kontraktionsgröße, insofern er geringere Belastungen höher zu heben vermag.

Die Werte, welche man am ausgeschnittenen Muskel für die Größe des Nutzeffektes erhält, können nicht genau denen gleich sein, welche dem Muskel im lebenden Körper zukommen; die Leistungsfähigkeit ist hier an sich größer, der Einfluß der Ermüdung geringer und durch Ruhe vollkommen eliminierbar. Es ist schon oben erörtert worden, daß die Hebelverhältnisse der Muskeln am Körper nicht gestatten, das mögliche Maximum der Verkürzung zu erreichen, sondern daß die größte Verkürzung weit unter demselben zurückbleibt; das Maximum des Nutzeffektes fällt also notwendig auf einen bestimmten Grad dieser beschränkten Kontraktionsgröße und wahrscheinlich nicht einmal auf das Extrem derselben, welches der Muskel bei der größten Exkursion der zu bewegenden Hebel erreicht.

Valentin suchte die Nutzwirkung der mit ihren Hebeln in natürlicher Verbindung gelassenen Muskeln zu bestimmen und fand, daß wenigstens der Wadenmuskel des Frosches das Maximum seiner Nutzwirkung nicht bei dem Extrem seiner Verkürzung erreicht, bei welchem er die größte Streckung des Fußes bewirkt.

THÄTIGKEIT DER GLATTEN MUSKELN.

§ 84.

Die Physiologie der glatten Muskeln liegt noch in ihrer ersten Entwickelung. Denn man hat weder das elastische, elektrische, thermische Verhalten der verkürzten kontraktilen Faserzelle, noch die mechanischen Verhältnisse ihrer Kontraktion so gründlich auf bestimmte Gesetze zurückgeführt, als dies bei den quergestreiften Muskeln der Fall ist. Im allgemeinen jedoch steht fest, daß ein wesentlicher Unterschied in der Thätigkeit quergestreifter und glatter Muskeln nicht existiert. Nicht einmal die Trägheit, mit welcher die letzteren auf einen Reiz zu reagieren pflegen, das Maximum ihrer Verkürzung erreichen und in ihren früheren Erschlaffungszustand zurückkehren, ist geeignet, eine strenge physiologische Sonderung beider Muskelarten zu rechtfertigen. Kennen wir doch auch echte quergestreifte Muskeln mit erheblich verlangsamtem Thätigkeitsverlauf, so das Herz aller Wirbeltiere und gewisse durch ihre rote Farbe ausgezeichnete Körpermuskeln des Kaninchens (Semiten-

dinosus), Meerschweinchens, Haushuhnes und der Rochen.[1] Die glatten Muskeln, deren Verkürzung den ursächlichen Reiz um mehrere Sekunden überdauert und die quergestreiften Flügelmuskeln der Insekten, welche sich hundert und mehr mal in der Sekunde kontrahieren [2], sind nur Grenzfälle einer zahlreiche Mittelstufen aufweisenden Entwickelungsreihe kontraktiler Gebilde.

Die träge Reaktion glatter Muskeln auf Reizungen, welche entweder ihre Substanz direkt oder die an sie herantretenden Nervenstämme treffen, spricht sich auf doppelte Weise aus, insofern zur Erzielung deutlicher Erfolge nicht nur die Intensität sondern auch die Zeitdauer der Erregung beträchtlicher sein mufs als bei den meisten quergestreiften Muskeln. Am sichersten verfährt man, wenn man sich zur Auslösung von Kontraktionen glatter Muskeln der diskontinuierlichen Ströme eines Schlittenapparates bedient. Es hat daher den Anschein, als ob irgend welche Wirkungen der Reizung sich erst summieren müfsten, ehe ein quantitativ ausreichender Anstofs zur Verkürzung der Faserzellen aus ihnen hervorgeht. Ganz im Einklange mit dieser Vermutung stehen auch die Beobachtungen, welche BOWDITCH [3] an dem der glatten Muskulatur in mannigfacher Hinsicht verwandten Herzmuskel, MOSSO [4] an den glatten Muskeln der Speiseröhre gemacht haben, und aus welchen hervorgeht, dafs bei periodischer Erregung der genannten kontraktilen Organe mit elektrischen Induktionsschlägen von gewisser konstanter Stärke, die erste schwache Kontraktion eine Reihe mehr und mehr an Umfang gewinnender Kontraktionen zur Folge hat, bis eine gewisse maximale Grenze erreicht worden ist, von welcher die Kontraktionen bis zum völligen Erlöschen wieder abnehmen. Eine jede solche Reihe zusammengehöriger Kontraktionsstufen wird kurz als „BOWDITCHsche Treppe" bezeichnet.

Einen wesentlichen Unterschied in der Thätigkeitsweise beider Klassen von Muskelfasern hat man auf folgende Thatsachen zu begründen gesucht. Reizt man eine beschränkte Anzahl von Fasern eines quergestreiften Muskels, so zucken nur diese, die übrigen bleiben in Ruhe; reizt man dagegen eine kleine Stelle einer glatten Muskelhaut, so schreitet sehr häufig die Kontraktion wellenförmig in bestimmter Richtung auf andre vom Reize nicht direkt getroffene Stellen fort. Ein wesentlicher Unterschied der Thätigkeitsweise liegt indessen in diesem Faktum nicht, wie schon der Umstand beweist, dafs auch die quergestreifte Muskulatur der abgeschnittenen Herzspitze ein ganz ähnliches Verhalten zeigt. Wodurch es möglich gemacht wird, eine an beschränkter Stelle hervorgerufene Kontraktion auf benachbarte und von diesen auf ferner liegende kontraktile Elemente, bisweilen in solcher Regelmäfsigkeit zu übertragen, dafs daraus jene wellenförmigen, sogenannten peristaltischen Bewegungen der Speiseröhre und Därme, des Uterus, der Harn- und Samenleiter resultieren, ist freilich nicht für alle Fälle klar. Nur bezüglich des wellenförmig sich fortpflanzenden Bewegungsvorgangs der Speiseröhre ist sicher

[1] RANVIER, *Cpt. rend.* 1873. T. LXXVII. p. 1030: *Arch. de Physiol. norm. et pathol.* 1874. p. 1 u. 446. — E. MEYER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1875. p. 217.

[2] H. LANDOIS, *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1867. Bd. XVII. p. 105. — MAREY, *Du Mouvement dans les fonctions de la vie.* Paris 1868; *La Machine animale.* Paris 1873; *Physiol. expérimentale, travaux du laboratoire de* M. MAREY. 1875. p. 157.

[3] BOWDITCH, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1871. p. 139.

[4] MOSSO, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1874. Bd. XI. p. 4.

daſs derselbe durch einen auſserhalb des in Thätigkeit gesetzten Organs gelegenen Nervenapparat bedingt wird, dessen gangliöse Centra in bestimmter Reihenfolge nacheinander in den erregten Zustand übergehen und die von ihnen abhängigen Abschnitte des Oesophagus zu entsprechenden Zeiten in gesetzmäſsiger Folge zur Aktion veranlassen. Denn nach Mossos Untersuchungen kann man die Speiseröhre unterbinden und sogar durchschneiden, ohne den regelmäſsigen Ablauf einer reflektorisch ausgelösten Schlingbewegung zu hemmen und den abwärts gerichteten Gang der am Schlundkopfe beginnenden Kontraktionswelle zu unterbrechen. Es wäre möglich, daſs die allen Beobachtern von jeher auffällig gewesene Übertragung der Muskelthätigkeit von der einen Faserzelle auf die andre auch in den übrigen hier genannten Organen nach dem gleichen Prinzipe vor sich geht, eine Annahme, welche allerdings nur unter der Voraussetzung statthaft wäre, daſs sie die erregungvermittelnden Nervenelemente in ihren eignen Wandungen eingeschlossen enthielten. Denn nur so würde sich dann noch erklären lassen, daſs Darm-, Harn- und Samenleiter auch nach ihrer Entfernung aus dem Tierleibe peristaltische Bewegungen in ungeschwächtem Grade zu entwickeln vermögen. Aber wenn wir auch mit Bestimmtheit wissen, daſs die Wandungen der Därme ungemein reich an gangliösen Nervenplexus sind, so wissen wir anderseits auch, daſs in Harn- und Samenleitern ähnliche anatomische Vorrichtungen in entsprechender Ausbildung fehlen. Engelmann will sich sogar hinsichtlich des Harnleiters (Kaninchen) überzeugt haben, daſs derselbe auf groſse Strecken hin völlig nervenfrei ist, und glaubt daraus schlieſsen zu müssen, daſs die Faserzellen des Harnleiters den irgendwie in ihnen ausgelösten Erregungszustand direkt, ohne jegliche Vermittelung von Nerven, aufeinander zu übertragen imstande sind. Es wird indessen abzuwarten sein, ob diese Angaben Engelmanns auch den vervollkommneten Methoden gegenüber Stich halten werden, mit welchen man die periphere Ausbreitung der Nerven mit immer wachsendem Erfolge aufzudecken begonnen hat. Und umsomehr dürfte es geraten erscheinen, mit der Aufstellung einer bestimmten Theorie der Peristaltik zu zögern, als in einigen Fällen die Fortpflanzung der Zusammenziehung von gereizten auf nicht gereizte Faserzellen unterbleibt, und unter Umständen also die Kontraktion sich ebenso genau auf den Ort des Reizes beschränkt, wie bei den quergestreiften Fasern. So berichtet Weber, daſs bei Kaninchen flüchtige Berührung einer kleinen Stelle des Dünndarms mit den Elektroden des Rotationsapparates fast konstant nur eine ringförmige Einschnürung der getroffenen Stelle zur Folge hat, während bei Hunden und besonders bei Katzen die Einschnürung wellenförmig ein Stück über die getroffene Stelle hinaus sich fortpflanzt. Weber und Ludwig beobachteten ferner, daſs die Kontraktion der Magenmuskeln sich noch viel strenger an das gereizte

Terrain bindet. Streicht man mit den genäherten Drahtenden des Rotationsapparates in einer Linie von beliebiger Richtung über den Magen, so prägt sich genau die getroffene Linie in einer linienförmigen Einschnürung aus. Dasselbe findet nach LUDWIG statt, wenn man mit einer stumpfen Kante Linien auf dem Magen frisch getöteter Tiere zieht; es folgt die Einschnürung genau dem Gange der mechanischen Reizung und geht nicht über deren Grenzen hinaus. Legt man die Elektroden eines unterbrochenen Stromes an zwei diametral gegenüberliegende Punkte eines Blutgefäfses, so bildet sich eine ringförmige Einschnürung lediglich an der vom Strome durchlaufenen Stelle, ebenso auch, wenn man den Rücken eines elfenbeinernen Papiermessers der Quere nach über eine oberflächlich gelegene kleine Arterie (z. B. die mittlere Ohrarterie des Kaninchens) hinwegzieht.[1]

Welche genaue Übereinstimmung glatte und quergestreifte Muskeln in bezug auf ihr chemisches und elektromotorisches Verhalten zeigen, ist früher dargelegt. Dafs auch hinsichtlich der Gesetze, welche die Wirkungsweise des konstanten elektrischen Stromes auf beide Klassen kontraktiler Elemente bestimmen, völliger Einklang herrscht, hat ENGELMANN[2] bewiesen. Ob die Elastizität der glatten Muskeln in gleicher Weise durch die Thätigkeit verändert wird, ist nicht untersucht; ebenso fehlt es an Beobachtungen, welche Formveränderung die Faserzellen bei der Verkürzung erleiden, ob dieselbe mit einer Verdichtung verbunden ist. Aus begreiflichen Gründen ist es ferner bisher nicht möglich gewesen, genaue Bestimmungen über die Gröfse der Kontraktion der glatten Muskeln auszuführen, insbesondere über das Verhältnis derselben bei verschiedenen Graden von Widerstand. Dafs dieselben sehr hohe Verkürzungsgrade zu erreichen imstande sind, lehren die beträchtlichen Durchmesserveränderungen verschiedener röhriger Organe und der Pupille bei Kontraktion ihrer ringförmigen Muskeln. VALENTIN beobachtete, dafs der Durchmesser eines in lebhafter peristaltischer Bewegung begriffenen Kaninchendünndarms zwischen 7,9 und 2,5 mm wechselte, woraus sich eine Verkürzungsgröfse der Kreisfasern um 68 % ihrer Länge ergibt; es läfst sich indessen leicht berechnen, dafs bei völligem Verschlufs des Darmlumens die Längenabnahme der Ringfasern noch weit gröfser sein mufs, vielleicht bis $^8/_{10}$ der ursprünglichen Länge beträgt. E. H. und ED. WEBER[3] und nach ihnen viele andre beobachteten, dafs die Blutgefäfse, wenn ein unterbrochener elektrischer Strom quer hindurchgeleitet wird, sich ringförmig bis zum völligen Verschwinden des Lumens kontrahieren; KOELLIKER[4] sah an der Leiche eines Enthaupteten das Lumen der

---

[1] Vgl. VULPIAN, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*. Paris 1875. T. I. p. 45.
[2] TH. W. ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch*. 1869. Bd. II. p: 243.
[3] E. H. u. ED. WEBER, *Ber. üb. d. Verh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1847. 3. Heft. p. 93; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1847. p. 232.
[4] KOELLIKER, *Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg*. 1854. Bd. V. Heft 1. p. 20.

aorta abdominalis auf elektrische Reizung im Durchmesser von 16 mm auf 1 mm sich verengern, den *ductus thoracicus* sich bis zum völligen Verschwinden der Lichtung kontrahieren. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daſs die glatten Muskeln mindestens einer ebenso beträchtlichen Verkürzung, wahrscheinlich sogar einer noch beträchtlicheren fähig sind, als die quergestreiften. Ob, wie einige für möglich halten, den ersteren neben dem Vermögen der Kontraktion, d. h. sich auf Reizung der Länge nach zusammenzuziehen, auch noch unter Umständen ein Vermögen der Elongation, d. h. sich auf Reizung zu verlängern, innewohnt, bedarf noch weiterer Prüfung. [1]

Die Verhältnisse der Ermüdung und der Erholung durch Ruhe sind ebenfalls bei den glatten Muskeln nicht genau untersucht. Es scheint aber in dieser Beziehung ein Unterschied zwischen ihnen und den quergestreiften Muskeln zu bestehen. Denn erstens ist ihre Lebenszähigkeit im allgemeinen und im besonderen gröſser.[2] Es gibt glatte Muskeln (*Sphincter pup.* des Rindes), welche bei Aufbewahrung in Eis ungeachtet der beginnenden Fäulnis ihrer Umgebung und bei längst erfolgtem Absterben aller gleichzeitig ausgeschnittenen quergestreiften Muskeln sogar noch am 10. Tage nach ihrer Entfernung aus dem lebenden Körper elektrisch reizbar befunden werden (GRUENHAGEN). Und während zweitens die quergestreiften Muskeln im Leben nur auf besondere Anregung in zeitweilige Thätigkeit geraten und in derselben wegen rasch eintretender und sich steigernder Ermüdung nur kurze Zeit verharren, sehen wir die glatten Muskeln im lebenden Organismus an gewissen Stellen ihres Vorkommens, besonders in den arteriellen Gefäſswänden, durch eine kontinuierliche Anregung von seiten der groſsen Zentralorgane des Nervensystems in einem Zustande mittlerer Kontraktion stetig erhalten werden. Man bezeichnet diese stetige Kontraktion mit dem Namen Tonus. Die Thatsachen, welche zur Aufstellung des Tonusbegriffs genötigt haben, können erst später in einem andren Zusammenhange vorgeführt werden; es empfiehlt sich daher auch, die nähere Erläuterung des in Rede stehenden eigentümlichen Thätigkeitszustandes bis dahin zu vertagen. Was uns gegenwärtig noch übrig bleibt zu besprechen, bezieht sich auf die verschiedenen Agenzien, welche die Thätigkeit der glatten Muskeln, sei es bei Applikation auf den zutretenden motorischen Nerven, sei es bei Applikation auf die kontraktile Substanz selbst, auszulösen beziehungsweise zu unterbrechen vermögen. Dieselben verdienen eine ganz besondere Aufmerksamkeit nicht nur des allgemeinen Interesses wegen, welches dem von ihnen ausgelösten Effekt als solchem zukommt, sondern auch der kontrollierenden Bedeutung halber, welche manche der hier sehr exakt zu ermittelnden Thatsachen für die mittels der

[1] GRUENHAGEN u. SAMKOWY, PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 165. — PFALZ, *Über d. Verhalten glatter Muskeln verschiedener Thiere gegen Temperaturdifferenzen u. elektr. Reize.* Dissert. Koenigsberg 1882.

[2] LEGROS et ONIMUS, *Journ. de l'anat. et de la physiol.* 1869. T. VI. p. 413.

gleichen Agenzien betreffs der quergestreiften Muskulatur gesammelten, weniger unzweifelhaften Ergebnisse besitzen. Ganz kurz dürfen wir uns bezüglich des elektrischen Stromes fassen. Für diesen wurde bereits angegeben, daſs es länger anhaltender und intensiverer Einwirkungen als bei quergestreiften Muskeln bedürfe, damit die Aktion glatter Muskeln in Erscheinung trete. Kurzdauernde Induktionsschläge oder schwache konstante Ströme erzeugen nur dann Kontraktionen, wenn sie in mehrfacher Wiederholung rasch hintereinander, sei es die glatte Muskulatur selbst oder den dieselbe versorgenden Nervenstamm treffen, nur also, wenn die Möglichkeit gegeben ist, daſs Erregungssummationen innerhalb der kontraktilen Substanz stattfinden. Wie stark oder wie schwach aber auch im gegebenen Einzelfalle die Wirkungen des elektrischen Stromes ausfallen mögen, es unterliegt erfahrungsgemäſs (s. o. p. 116) nicht dem geringsten Zweifel, daſs dieselben für glatte und quergestreifte Muskeln nach absolut gleichem Gesetze erfolgen.

Ein zweiter Punkt, der ebenfalls nur kurz berührt werden darf, bezieht sich auf das physiologische Verhalten der Nervenenden gegenüber demjenigen des Nervenstammes. Auch im Gebiete der glatten Muskulatur begegnen wir denselben Erscheinungen, welche uns in dem der gestreiften nötigten den intramuskulären Nervenenden andre physiologische Eigenschaften als den Nervenfasern der Stämme zuzuerkennen. Jene reagieren auf bestimmte Gifte abweichend von diesen; während die ersteren durch viele lähmende sowohl als auch durch reizende Gifte sehr intensiv angegriffen werden, erfahren die letzteren entweder dauernd oder mindestens auf längere Zeit keine merkliche Veränderung ihres physiologischen Zustandes. So verhält es sich beispielsweise mit dem Physostigmin, welches die Nervenenden im glatten Sphincter pupillae, nicht aber die Stammesfasern des Oculomotorius erregt und dadurch die Pupille im Auge verengt; so verhält es sich mit dem Atropin und verwandten Alkaloiden, welche umgekehrt die Oculomotoriusenden im Sphincter pupillae lähmen, letzteren zur Erschlaffung bringen und dadurch Pupillenerweiterung bewirken. Unterschieden ist das Verhalten der Nervenenden bei glatten und quergestreiften Muskeln nur insofern, als diejenigen Gifte, welche die Nervenenden der ersteren besonders heftig angreifen, keineswegs immer auch diejenigen der letzteren mit gleicher Intensität beeinflussen müssen und umgekehrt. Hierhin gehört z. B. die Thatsache, daſs viele glatte Muskeln bereits bei schwacher Vergiftung mit Atropin nicht mehr durch Erregung ihrer Nerven in die verkürzte Form übergeführt werden können, während die quergestreifte Muskulatur in gleichem Falle keine solche Einschränkung ihres Wirkungskreises erfährt, und daſs umgekehrt das Curare (s. o. p. 85) nur die Fähigkeit der meisten quergestreiften Muskeln, bei Reizung ihrer Bewegungsnerven sich zu kontrahieren, vernichtet, nicht aber, oder doch nur bei viel höheren Vergiftungsgraden, diejenige der

glatten. In wieweit der lähmende oder reizende Einfluſs bestimmter Gifte auf die Nervenenden mit oder ohne Beteiligung der kontraktilen Substanz selbst Platz greift, läſst sich schwer abmessen, und zwar aus den gleichen Gründen, von welchen wir oben (p. 88) zeigten, daſs sie die Frage nach der eignen Irritabilität der Muskeln überhaupt jeder absoluten Beantwortung wenigstens für jetzt entziehen. So theoretisch die Natur der dort erhobenen Bedenken scheinen mag, die Zulässigkeit derselben ist nicht abzuweisen, und man darf sich ihrer nicht nur nicht in den eben behandelten Fällen eigenartiger Giftwirkungen entschlagen, sondern hat sie auch im Auge zu behalten bei der neuen Thatsachenreihe, welche jetzt von uns berücksichtigt werden muſs und die Ergebnisse **chemischer** sowie **thermischer** Reizungen[1] der glatten Muskulatur zum Inhalte hat. Chemische Reizungen glatter Muskeln sind weniger mit experimentellen Bedenken verknüpft als diejenigen von quergestreiften. Die störende Einwirkung der elektrischen Gegensätze von Längs- und Querschnitt, welche bei letzteren leicht zu Täuschung Anlaſs geben können, ist bei ersteren, deren elektromotorische Kräfte und elektrische Erregbarkeit verhältnismäſsig unbedeutend sind, kaum jemals zu befürchten. Es können daher die positiven Erfolge, welche man hier erzielt, sogar zur richtigen Beurteilung und eventuell als Stütze derjenigen dienen, welche man mittels gleich beschaffener Agenzien an der immerhin doch aufs nächste verwandten kontraktilen Substanz der quergestreiften Muskeln erreicht hat. Von diesem Standpunkte kommt mithin der allgemeinen Erfahrung, daſs **alle von uns aufgezählten chemischen Reizmittel der quergestreiften Muskeln sich auch als unfehlbare Reizmittel der glatten erweisen**, eine erhöhte Bedeutung zu.

Das Präparat, welches sich am besten zum Versuche eignet, ist der ungemein lebenszähe Sphincter pupillae des Rindes. Man trägt denselben als geschlossenen Ring in dem geöffneten Bulbus eines frisch getöteten Tieres konzentrisch zum Pupillarrande ab und hängt ihn sodann in einem besonders zu diesem Zwecke von GRUENHAGEN konstruierten Apparate (Thermotonometer[2]) auf, innerhalb dessen der freischwebende Muskelring, vor jeder Eintrocknung geschützt, bequem auf Bluttemperatur erwärmt, elektrisch gereizt und ferner mit den ebenfalls auf Bluttemperatur gebrachten Lösungen überflutet werden kann, deren Reizeffekt ermittelt werden soll.

Das im Texte erwähnte Thermotonometer besteht aus zwei konzentrischen Räumen (Fig. 83 *R p*, *R c*), einem peripherischen und einem zentralen, welche am besten derart hergestellt werden, daſs man abgesprengte, oben und unten offene Segmente von Glascylindern mit dem einen ihrer kreisrunden Quer-

---

[1] Vgl. SAMKOWY, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 399, u. *Über d. Einfl. versch. Temperaturgr. auf d. physiol. Eigensch. d. Nerven u. Muskeln.* Diss. Berlin 1875. — GRUENHAGEN, *Protok. d. Intern. med. Congr.* London 1881. Vol. I. p. 269. — PFALZ, *Über d. Verhalten glatter Muskeln verschiedener Thiere gegen Temperaturdifferenzen u. elektr. Reize.* Diss. Koenigsberg 1882.

[2] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1883. Bd. XXXIII. p. 59.

schnitte in die entsprechend geformten Rinnen einer nur im Zentrum bei *O* mit Öffnung versehenen Messingplatte (*P*) lose einpafst. Nur der kleine zentrale Raum (*Rc*) ist oberwärts verschlossen, und zwar durch einen Metalldeckel (*D*), welcher an seiner unteren Fläche einen kurzen Metallhaken trägt und aufserdem zwei Bohrlöcher enthält, von denen das eine zur Aufnahme eines empfindlichen Thermometers (*T*), das andre zur Aufnahme einer oben offenen und hier mit einem Gummischlauche (*G*) verbundenen, unten in eine rechtwinkelig umgebogene fein ausgezogene Spitze mit kapillarer Öffnung auslaufenden Glasröhre (*L*) dient. Auf dem Boden beider konzentrischen Räume befindet sich eine ca. 1 cm hohe Schicht Wasser; dasjenige des peripheren wird durch Erhitzung der unten geschlossenen, an der Bodenfläche des peripheren Raumes dagegen frei ausmündenden ebenfalls mit Wasser angefüllten Metallröhre (*R*) direkt erwärmt, dasjenige des zentralen indirekt durch Leitung von seiten der metallenen Bodenfläche.

Fig. 83.



Die ausgeschnittenen Muskelringe der Irissphinkteren werden mittels zweier leichter Aluminium- oder Platinhäkchen einerseits an dem Haken des den Zentralraum abschliefsenden Deckels (*D*), anderseits durch die zentrale Bodenöffnung (*O*) hindurch mit der aufserordentlich leicht gearbeiteten Hebelvorrichtung (*H*) des Thermotonometers in Verbindung gebracht. Um die gröfstmögliche Leichtigkeit zu erzielen, ist der Hebelarm derselben aus einem sehr kurzen Aluminiumstücke (*S*) hergestellt, dessen zwei freie Enden ausgehöhlt sind und das eine in einen dünnen langen Glasfaden (*E*), das andre in einen hakenförmig gekrümmten, zur eventuellen Anhängung eines Gegenwichts bestimmten Platindrahts (*W*) übergehen.

Sobald die ausgeschnittenen Muskeln auf die beschriebene Art in den Zentralraum eingebracht worden sind, wird, falls es sich um Muskeln von Warmblütern handelt, das Wasser der Röhre (*R*) durch Untersetzen einer Gas- oder Spiritusflamme erhitzt, bis das Thermometer des Zentralraumes eine Temperatur von 38—39° C. anzeigt. Alsdann ist die elektrische Erregbarkeit des Präparats festzustellen. Hierzu dienen die Klemmschrauben (K K_1), im Deckel (*D*) und am Hebelfufse (*F*), welche durch Drähte mit der sekundären Spirale eines Induktionsapparates in Verbindung stehen, und von denen die erregenden Ströme auf der Bahn der oben beschriebenen Metallhäkchen unbehindert zu dem zwischen

teren ausgespannten Muskelringe gelangen können. Um über die Wirkung mischer Reizmittel Aufschlufs zu gewinnen, wird die rechtwinkelig gebogene sröhre (*L*) in Gebrauch gezogen. Diese ist von vornherein mit einigen Tropfen zu prüfenden Lösung anzufüllen. Soll dieselbe über den Muskel ausschüttet werden, so genügt es, durch Drehung die kapillare Ausflufsöffnung Röhrchens dem oberen Aufhängungspunkte des Muskels anzulegen und auf den Gummischlauch, in welchen das freie äufsere Ende des Röhrchens läuft, zusammenzudrücken. Die austretende Flüssigkeit, welche der Anlage Ausführung des Versuchs gemäfs natürlich die Temperatur des Versuchsmes angenommen haben mufs, überrieselt sodann die gesamte kontraktile stanz und ruft alsbald den durch Emporsteigen der Hebelspitze angezeigten rakteristischen Verkürzungsvorgang hervor, wenn sie ein Muskelreiztel enthält.

Der Übereinstimmung halber, welche zwischen den uns bereits kannten chemischen Reizmitteln der quergestreiften Muskeln und njenigen der glatten herrscht, dürfen wir davon absehen, das ezialisierte Verzeichnis noch einmal zu wiederholen und verweisen tt dessen auf das früher (p. 80) gegebene. Besondere Erwähnung rdient nur der gerade hier sehr bemerkbare Unterschied in den eizwirkungen der neutralen Kali- und Natronsalze, von denen sschliefslich die letzteren sich als einfache Reizmittel erweisen, e ersteren aufserdem nachträglich rasche und tödliche Lähmung rvorrufen, sowie ferner die hochgradige Empfindlichkeit des glatten uskelgewebes gegen Galle und gegen destilliertes Wasser, genzien, von welchen das erste möglicherweise eine physiologische olle bei der Anregung der Zottenkontraktionen im Darme spielt (s. d. I. p. 228), das zweite in dem uns gegenwärtig beschäftigenden Gebiete noch niemals Berücksichtigung gefunden hat. Als ein neues Erbnis von allgemeiner Bedeutung stellt sich dagegen heraus, dafs die atten Muskeln ungeachtet der Gleichförmigkeit und infachheit ihres histologischen Baues in verschiedenen ierarten und in verschiedenen Organen der gleichen ierart bezüglich ihres physiologischen Verhaltens auflige Differenzen beobachten lassen, also physiologisch gleichartige Bildungen repräsentieren. Wenn diese Diffenzen auch nicht qualitativer Natur sind, sondern im wesenthen auf gröfsere oder geringere Intensität der Reizwirkungen hins kommen, so bestehen sie doch in sehr auffälligem Mafse und tigen deshalb zu dem gezogenen Schlusse.

Ganz entsprechende Erfahrungen treten uns endlich entgegen nsichtlich der letzten noch zu besprechenden Kategorie von Reizitteln, den thermischen.

Die Wirkungen, denen wir auf diesem Felde begegnen, tragen n eigentümliches Gepräge. Fortwährend drängt sich die Frage auf, man es mit physikalischen oder mit physiologischen Vorgängen thun hat, und überblickt man die ganze Reihe der Erscheinungen, gewinnt man die Überzeugung, dafs eine scharfe Grenze in der ngedeuteten Richtung nicht zu ziehen ist. Erwärmt man be-

stimmte Arten isolierter glatter Muskeln von Warmblütern in dem oben erwähnten Thermotonometer allmählich von 0° bis zur Bluttemperatur (37°—40° C.), so sieht man dieselben zunächst eine mehr minder starke Verkürzung erfahren, je nach der Tierart bis hinauf zu 21°, 28° oder 30° C., von dem eben bezeichneten Wendepunkt ab dagegen bei weiter fortgesetzter Temperatursteigerung bis zu 40° C. sich dauernd verlängern. Diese Wärmewirkung ist eine Lebenserscheinung, denn sie findet nur bei elektrisch reizbaren lebenden glatten Muskeln statt, niemals bei abgestorbenen toten. Aber ist die beschriebene thermische Verkürzung der echten physiologischen Kontraktion zu vergleichen? Wir haben nur einen Grund anzuführen, welcher dafür spricht: die Wärmekontraktion wird beschleunigt und verstärkt durch gleichzeitige elektrische Tetanisierung.

Die skizzierten Erscheinungen trifft man durchaus nicht bei allen glatten Muskeln an. Sie sind stets scharf und deutlich nachzuweisen an dem Sphincter pupillae aller warmblütigen Tierarten, sie fehlen aber dem sonstigen glatten Muskelgewebe derselben (Detrusor vesicae, Darmwandmuskeln, Gefäſsmuskeln) und dem gesamten glatten Muskelgewebe bei dem kaltblütigen Frosche und wahrscheinlich bei den Kaltblütern überhaupt. In allen Fällen der zweiten Kategorie bewirkt allmähliche Erwärmung von 0° bis auf 40° C. nur Erschlaffung. Dort wie hier wächst jedoch infolge der Erwärmung die elektrische Erregbarkeit, bei Kaltblütern selbstverständlich schon von niedrigeren Temperaturen an als bei Warmblütern. Eine obere Grenze, bei welcher die Muskeln unerregbar und starr werden, liegt oberhalb 50° C.

Ganz anders gestaltet sich das Bild thermischer Beeinflussung, jedoch auch wieder nur bei bestimmten Muskelarten (Sphincter pup.) und zwar mit besonders starker Ausprägung beim Sphincter pup. des Rindes, wenn man statt allmählicher plötzliche Temperaturveränderungen vornimmt. Ein auf 36° C. erwärmter Sphincter pup. vom Rinde schnellt kräftig zusammen, wenn man ihm plötzlich durch Öffnung der Wärmekammer des Thermotonometers einen Luftstrom von 16—20° C. oder weniger zuführt, und erschlafft langsam, wenn man die früheren Wärmeverhältnisse wiederherstellt. Es scheint demnach die plötzliche Abkühlung als ein besonders starkes Reizmittel mindestens für gewisse glatte Muskeln angesehen werden zu müssen. Nichts Ähnliches findet sich bekanntlich (s. p. 80) bei quergestreiften Muskeln. Von einer Beteiligung der intramuskulären Nerven an den beschriebenen Erscheinungen kann kaum die Rede sein, da alle hier mitgeteilten Thatsachen nicht nur für frisch isolierte sonst unveränderte Muskeln gelten, sondern auch für atropinisierte, also für solche, in welchen die intramuskulären Nerven gelähmt sind.

ZWEITES KAPITEL.

LEISTUNGEN DER SENSIBLEN NERVEN.

ALLGEMEINES.[1]

§ 85.

Wie zahlreiche Nervenfasern dadurch zu motorischen werden,
s sie ihren Thätigkeitszustand gewissen Apparaten, den Muskeln,
rmitteln können, welche ihrerseits den empfangenen Impuls in
chanische Leistung umzusetzen befähigt sind, so werden zahlreiche
ire Nervenfasern dadurch zu **sensiblen**, dafs sie einen gleichen
ätigkeitszustand auf Vorrichtungen übertragen können, welche den
rkommenen Impuls in abweichender Art zur Erzeugung jener
nnigfachen lediglich subjektiv wahrnehmbaren Vorgänge ver-
rten, denen wir allgemein den Namen der **Empfindungen** bei-
en. Die Apparate der ersteren Art sind, wie bekannt, den
ipheren Enden der motorischen Nerven verbunden, diejenigen der
zteren befinden sich dagegen an den **zentralen** Enden der sen-
len Nerven. Die Reize, welche die sensiblen Fasern in Erregung
setzen, sind sehr verschiedener Natur; aufser den allgemeinen
rvenreizen, den elektrischen, chemischen, mechanischen, welche
r im früheren weitläufig besprochen haben, und welche in jedem
rven, gleichviel ob motorischen oder sensiblen, den Erregungs-
tand hervorrufen, sobald sie die Substanz der Nerven treffen, gibt
für die sensiblen Nerven eine Anzahl eigentümlicher Reize. Es
d dies gewisse, ihrer Natur nach teils bekannte, teils unbekannte,
ter sich wesentlich verschiedene Einwirkungen von seiten der
ifsenwelt, welche nur dadurch zu Reizen werden, dafs sie auf be-
dere, für verschiedene Einwirkungen verschieden eingerichtete, an
n peripherischen Enden der Nerven angebrachte Apparate wirken
d erst durch diese in gewisser Weise umgearbeitet an die Nerven-
den herantreten. Die Schwingungen des Lichtäthers, die Schall-
llen der ponderablen Materie, die unbekannten Qualitäten gewisser
örper, welche das Riechbare und Schmeckbare bedingen, sind keine
mittelbaren Nervenerreger, nur **mittelbare**, insofern sie nur durch
ermittelung jener Vorbaue auf die **Enden** der Nerven wirkend
eselben in Erregungszustand versetzen. Ein sensibler Nerv wird
durch zu einem **spezifischen Sinnesnerven**, dafs er mit einem

[1] E. H. WEBER, R. WAGNERS *Handwrtb. d. Physiol.* Bd. III. Abth. 2. p. 481. Art. „Der
nsian und das Gemeingefühl." — LOTZE, *Medicin. Psychologie.* Leipzig 1852. — FECHNER,
mente d. Psychophysik.* Leipzig 1860. — E. HERING, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1875. 3. Abth.
LXXII. p. 310.

Vorbau für die Aufnahme einer bestimmten Art jener äufseren Einwirkungen, die ihn unmittelbar nicht erregen würde, an den peripherischen Enden seiner Fasern ausgerüstet ist, und an seinem zentralen Ende mit entsprechenden Apparaten zur Umsetzung seines Erregungszustandes in eine bestimmte Art der Empfindung, eine Sinnesempfindung, in Verbindung steht. Durch die Begabung mit einem bestimmten peripherischen Vorbau, Sinnesorgan, ist dem sensiblen Nerven seine physiologische Bestimmung vorgeschrieben; die Art der äufseren Einwirkung, für deren Umsetzung in einen Nervenreiz dieser peripherische Endapparat eingerichtet ist, bildet den adäquaten Reiz des betreffenden Nerven. So sind für den Sehnerven die Wellen des Lichtes, für den Hörnerven die Schallwellen der adäquate Reiz, weil ersterer und er allein unter allen Nerven durch seine besondere Endigungsweise in dem komplizierten Apparat der Retina sowohl, als auch durch die vor seiner Endausbreitung befindlichen durchsichtigen Medien, welche den Zutritt der Lichtwellen zu seinen Enden möglich machen, zur Erregung durch Lichtwellen befähigt ist, weil ebenso der Acusticus allein durch seine eigentümliche Endigungsweise und die komplizierten Schallleitungsapparate, welche die Vorbaue seiner peripherischen Enden bilden, einer Erregung durch Schallwellen fähig ist. Licht- und Schallwellen bilden aber nicht die einzigen Reize für den Seh- und Hörnerven; wie jeder Nerv sind sie den allgemeinen Nervenreizen unterthan, reagieren mit ihrem empfindungerzeugenden Erregungszustand auf elektrische, mechanische Reize, die ihre Fasern treffen. Welcher Reiz indessen auch sie erregt, das Resultat ihrer Erregung bleibt immer die eine spezifische Sinnesempfindung, das was wir Lichtempfindung beim Sehnerven, Schallempfindung beim Hörnerven nennen; und zwar müssen wir den Grund dieser Konstanz der Wirkung verschiedener Erreger in der unbekannten, für jeden Sinnesnerven spezifischen Beschaffenheit des zentralen Endapparates, in welchem der Empfindungsvorgang zustande kommt, suchen, ebenso wie die Verbindung der motorischen Nerven mit Muskeln bewirkt, dafs das Resultat aller Art von erregenden Einwirkungen eben Muskelzuckung ist. Es bedarf keines weitläufigen Beweises, dafs die Lichtwellen den adäquaten Reiz des Opticus bilden, dafs die Zentralendorgane desselben bestimmt sind, aus dem durch Lichtwellen und nicht aus dem durch Elektrizität erzeugten Thätigkeitszustand seiner Fasern eine Lichtempfindung zu erzeugen: man bezeichnet daher alle neben den Lichtwellen Lichtempfindung erzeugenden Reize als inadäquate oder fremdartige für den Sehnerven. Der Empfindungsapparat am zentralen Ende eines Sinnesnerven gestattet zwar unter allen Umständen nur eine und dieselbe Empfindungsart, diese vermag er aber stets in sehr vielfachen Modifikationen nach Intensität und Qualität zur Wahrnehmung zu bringen. Unser Gesichtssinn ruft in uns nicht nur die Empfindung

von Licht im allgemeinen wach, sondern er befähigt uns auch erstens, Grade desselben in zahllosen Übergängen von hell zu dunkel, vom höchsten blendenden Glanze bis zum völligen Lichtmangel, zweitens aber zahlreiche Lichtqualitäten, welche wir mit dem Namen der Farben bezeichnen, zu unterscheiden. In ganz entsprechender Weise verschafft uns der Sinnesapparat unsers Ohres innerhalb gewisser Grenzen einerseits Kenntnis von allen erdenklichen Schallgröſsen, anderseits von Tönen verschiedenster Höhe, unterrichtet uns ferner der Sinnesapparat unsrer Haut ebensowohl von dem Grade gewisser unsre Oberfläche treffenden äuſseren Einflüsse, als auch über die Beschaffenheit der letzteren, ob sie durch die Molekularbewegung der Wärme bedingt worden sind, wo sie dann zur Entstehung einer Temperaturempfindung Veranlassung geben, oder durch die Wirkung der Schwerkraft, in welchem Falle sie die Empfindung der Berührung oder des Druckes hervorrufen. Diese Leistungen der Sinnesapparate können nur zu einem Teile aus den bekannten Sätzen der allgemeinen Nervenphysiologie abgeleitet werden. Von dort her ist uns geläufig, daſs die negative Schwankung des Nervenstromes und die Muskelzuckung innerhalb gewisser Grenzen mit der Reizgröſse zu- und abnehmen. Es ist somit auch nicht schwierig zu begreifen, wie es kommt, daſs wir Intensitätsdifferenzen von Reizen auch mit unsern nervösen Sinnesvorrichtungen aufzufassen imstande sind. Die Qualitätsunterschiede unsrer Empfindungen ihrem Wesen nach zu verstehen, liefert uns dagegen die allgemeine Nervenphysiologie kein positives Material; nur einen Fingerzeig von negativem Wert gibt sie uns durch den Nachweis, daſs ein Abschnitt der nervösen Sinnesorgane, der die zentralen und peripheren Endpunkte verbindende Sinnesnerv, zu der Entstehung qualitativer Empfindungsunterschiede an sich nichts beiträgt. In dieser Hinsicht kann als festgestellt angesehen werden, daſs der Thätigkeitszustand sämtlicher Nervenfasern unsers Körpers gleichartiger Natur ist, die qualitativ verschiedenen Funktionen derselben folglich nur durch eine besondere Einrichtung derjenigen Organe verursacht sein können, in welchen der Thätigkeitszustand der Nervenfaser, sei es objektiv als Muskelbewegung oder Sekretion, sei es subjektiv als Empfindung zur Äuſserung gelangt, gerade so wie die mannigfaltigen und ihrer Natur nach so erheblich voneinander differierenden Effekte eines und desselben elektrischen Stromes nur durch die verschiedene Konstruktion der Apparate bedingt werden, in welchen die elektrische Kraft bald zum Läuten von Glocken, bald zur Sprengung von Pulverminen, bald zur Ablenkung von Magnetnadeln Verwendung findet. Die Empfindung von blau und von rot, von hohen und von tiefen Tönen wird somit nur unter der weiter nicht zu erklärenden Annahme begreiflich, daſs in unserm nervösen Zentralorgane gewisse Vorrichtungen existieren, welche die Thätigkeit der an sie herantretenden Nerven mit einer ihnen eigentümlichen Farben- oder Tonempfindung be-

antworten. Damit sind wir aber wieder auf dem Ausgangspun
unsrer Ausführung angelangt, zu der Voraussetzung besonderer m
spezifischen Sinnesenergien ausgerüsteter Zentralapparate, welc
ihrerseits und allein die verschiedenen allgemeinen Qualitäten ein
Licht-, Schall- und Gefühlsempfindung produzieren. Wenn v
einigen Seiten[1] der Versuch gemacht worden ist, diese den Nam
JOH. MÜLLERS[2] tragende Lehre zu erschüttern und durch die A
nahme qualitativ verschiedener Erregungsvorgänge in dem gesamt
peripheren und zentralen Nervenapparat der verschiedenen Sinn
organe zu ersetzen, so scheint uns dabei dem Umstande nicht m
genügender Schärfe Rechnung getragen zu sein, daſs mindestens f
die verbindenden Nervenstämme das Vorkommen differenter Thätigkei
vorgänge ausgeschlossen ist.

Die Forderung zentraler, in besonderer Weise reagierender En
punkte der Sinnesapparate, welcher auch wir beitreten, bedingt fern
aber auch mit Notwendigkeit die zweite nach besonderen peripherisch
Endpunkten, welche ausschlieſslich oder wenigstens vorzugsweise f
die den differenten Qualitäten einer Schall-, Licht- u. s.
Empfindung entsprechenden ebenfalls differenten objektiven Rei
empfänglich sind. Wäre dem nicht so, wäre jedes Endorgan all
möglichen Licht- oder Schallschwingungen in gleichem Maſse z
gänglich, so würde das zugehörige Zentralorgan ebensowenig z
qualitativen Unterscheidung seiner adäquaten Reize geeignet se
als wenn es überhaupt nur für die Perzeption einer einzigen a
gemeinen Empfindungsqualität eingerichtet wäre. Jedes Sinnesorga
welches qualitative Differenzen seiner adäquaten Reize zur Wal
nehmung bringt, wird also erstens aus einer Anzahl peripherer En
apparate aufgebaut sein müssen, welche von verschieden geartet
Reizursachen in ungleichem Grade, die einen gar nicht, die ande
besonders stark angegriffen werden, zweitens über leitende Nervenfase
verfügen müssen, welche die in den peripheren Endapparaten mo
fizierte Reizbewegung übertragen erhalten, und endlich drittens über g
sonderte mit spezifischen Energien begabte psychische Zentralappara
welche den ihnen von seiten des zuleitenden Nerven übermittelt
Impuls eigenartig zu einer Empfindung umgestalten. Nur in diese
Falle ist es denkbar, daſs wir eine einigermaſsen sichere Kennt
von der Mannigfaltigkeit der Farben-, Ton- und Gefühlsreize e
langen. Wie in der Verschmelzung mehrerer gleichzeitigen, qua
tativ verschiedenen Erregungsvorgänge in unserm Bewuſstsein, v
welchen jeder einzeln für sich eine eigenartige Empfindung aus
lösen imstande ist, ein Moment gegeben ist, qualitativ ne
Empfindungen zu produzieren, werden wir bei der Besprechung d
einzelnen Sinne öfters zu untersuchen haben. Hier erwähnen v

---

[1] W. WUNDT, *Grundzüge der physiol. Psychologie.* 2. Aufl. Leipzig 1880. Bd. I. p. 314 u. f
ebenda p. 321 die Citation andrer gegnerischer Schriften.

[2] JOH. MÜLLER, *Handb. d. Physiol.* Koblenz 1840. Bd. II. p. 249 u. fg.; *Zur vergle
Physiol. d. Gesichtssinnes.* p. 39.

elbe nur kurz, da es jetzt allein von Wichtigkeit ist, das
tandekommen wirklich einfacher, qualitativ verschiedener
ofindungen, nicht aber dasjenige gemischter, nur scheinbar ein-
er dem Verständnis näher zu bringen. Ausdrücklich mufs je-
schon an dieser Stelle hervorgehoben werden, dafs alle die
nnten Vorgänge, nach deren Ablauf die Empfindung entsteht,
t etwa ohne weiteres mit dem Akte des Empfindens identifiziert
len dürfen. Zweifellos sind sie unerläfsliche Voraussetzungen
elben, aber die Art der Beziehung, welche zwischen den Be-
ungen der Nervenmaterie und einer von uns als Empfindung be-
hneten Bewufstseinsänderung besteht, bleibt für Physiologie und
hologie gleich dunkel. Indessen, wenn bei dem jetzigen Stand-
kte unsres Wissens auch zuzugeben ist, dafs dieses letzte Problem
jeder Beantwortung entzieht, so ist damit der Forschung auf
Gebiete der Sinnesphysiologie zwar eine Schranke gezogen, aber
Stillstand geboten. Zwei Richtungen sind es namentlich, nach
hen sich die Bestrebungen der Physiologie ganz unbeengt
ern können, und in welchen ihr noch grofse Aufgaben zur
ung aufbehalten sind. Einmal steht ihr frei, die materielle
n, auf welche sie allein angewiesen ist, fortzugehen und den
ählichen physischen Umformungsprozefs der äufseren physi-
schen Reizursachen durch die einzelnen Teile unsrer Sinnes-
rate von den peripheren Aufnahmevorrichtungen durch die
nden Nervenfasern zu den psychischen Zentralorganen klar zu
n, anderseits die Mafsbeziehungen festzustellen, welche
schen den Bewegungsvorgängen der von äufseren Reizen beein-
ten organischen Materie und der psychischen Reaktion der letz-
n offenbar bestehen. In bezug auf den ersten Punkt soll das
bis jetzt bekannt gewordene bei der Besprechung der einzelnen
nesorgane mitgeteilt werden, in bezug auf den zweiten halten wir
für zweckmäfsig, einige Sätze von allgemeiner Bedeutung dem
iellen Teile unsrer Darstellung vorauszuschicken.

Die Aufgabe, welche unsrer wartet, läfst sich kurz dahin zu-
menfassen: einen Weg zu finden, auf welchem ein objektiver
sung fähiger, äufserer Bewegungsvorgang, der Reiz, in ein durch
lwerte ausdrückbares Verhältnis zu dem rein subjektiven
chischen Vorgange einer Empfindung, gleichgültig von welcher
lität, gebracht werden kann. Wie schwierig es sein mufs, dieser
fgabe zu genügen, leuchtet jedem ein, der dem fortwährend
wankenden Gehalt seiner eignen Empfindungen einige Auf-
rksamkeit geschenkt hat. Nichtsdestoweniger kann es nicht
glich sein, dafs den Empfindungen nicht nur überhaupt ein
öfsenwert, sondern sogar unter gegebenen Verhältnissen auch
ner ein ganz bestimmter Gröfsenwert zukommen mufs. Denn
e alltägliche Erfahrung lehrt, dafs wir ein ziemlich sicheres Mafs
itzen für den Grad von Kraft, welche wir zur Erzielung gewisser

Effekte unserm Muskelsysteme erteilen. Jedermann weifs, dafs es nach einiger Übung leicht gelingt, verschieden schwere, d. h. verschieden starke Druckempfindungen auslösende, Körper mit richtig bemessener Kraftausgabe an dasselbe Ziel zu schleudern, oder den Stimmbändern des Kehlkopfs diejenige Spannung zu erteilen, bei welcher dieselben durch den Luftstrom unsres Atems in die von unserm Ohre gerade verlangte Zahl von Tonschwingungen versetzt werden können. Eine unbefangene Beobachtung sagt uns ferner, dafs die genannten Fertigkeiten nur erworben werden können, wenn in dem einen Falle der Gefühlssinn unsrer Hand, in dem andern unser Gehörssinn normal funktioniert, dafs es somit beide Male in erster Linie nur gewisse Empfindungen gewesen sind, aus welchen wir uns über den erforderlichen Grad der heranzuziehenden Muskelkraft unterrichteten. Wir erfahren somit, dafs wir in der irgendwie erfolgten Verwertung subjektiver Empfindungen einen Mafsstab zur Erzielung eines mechanischen Effektes von richtigem Werte besitzen, eine Thatsache, welche sich nur begreifen läfst, wenn zwischen den physikalischen Kräften der Aufsenwelt und den mittelbar durch die Sinnesorgane von ihnen ausgelösten Prozessen ein konstantes Mafsverhältnis existiert.

Zugleich weist die nämliche Erfahrung aber auch auf das Bestehen einer direkten Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung hin. Denn ohne eine solche dürfte es schwer fallen, jene Sicherheit unsers Handelns zu erklären, welche im Grunde doch nur begreiflich ist, wenn man annimmt, dafs die Gröfse und Stärke unsrer Empfindungen, welche das einzige Mafsmittel unsrer Seele für die uns treffenden Einwirkungen der Aufsenwelt bilden, mit letzteren selbst genau harmonieren. Dieser denkbar einfachsten Anschauung, welche wir uns von der Beziehung zwischen physischem und psychischem Geschehen machen können, darf indessen vor der Hand nur ein günstiges Vorurteil entgegengebracht werden. Gewifsheit darüber, ob dasselbe empirisch gerechtfertigt werden wird, besitzen wir nicht; geraume Zeit hindurch glaubte man jede solche Ansicht sogar als entschieden irrtümlich von der Hand weisen zu müssen und unwiderleglich darthun zu können, dafs das Verhältnis objektiv mefsbarer Reizgröfsen untereinander durchaus verschieden wäre von dem subjektiven der zugehörigen Empfindungsgröfsen. Der Begründer dieser fast allseitig anerkannten Lehre war FECHNER; die Stützen dafür glaubte er in gewissen von E. H. WEBER aufgestellten Sätzen zu finden, welche über die Empfindlichkeit unsrer Seele gegen Reizunterschiede eine sehr umfassende und, wie es schien, mit allen bekannten Thatsachen in völligem Einklange stehende Auskunft erteilten. WEBERS Untersuchungen, auf welche hier kurz eingegangen werden mufs, knüpften an das Faktum an, dafs wir zwar nicht imstande sind, von zwei verschieden starken Empfindungen anzugeben, um wievielmal die eine stärker als die andre sei, jedoch mit Sicherheit

beurteilen können, ob zwei Empfindungen einander gleich sind oder nicht. Lösen wir durch einen Reiz von bestimmter, genau gemessener Gröſse eine Empfindung aus und vermehren oder vermindern dann unter ganz gleichen Bedingungen diesen Reiz allmählich, so können wir genau ermitteln, bei welchem Werte des positiven oder negativen Reizzuwachses die zugehörige Empfindung eine eben merkliche Verstärkung oder Abschwächung gegen die ursprüngliche erfährt. Ermitteln wir nun in einer Sinnessphäre für alle möglichen absoluten Reizgröſsen, von der schwächsten, welche überhaupt empfunden wird, ausgehend, die Gröſsen der Reizzuwüchse, welche erforderlich sind, um einen eben merklichen Empfindungsunterschied zu erzeugen, so ergibt sich, und das ist der Inhalt des Weberschen Gesetzes, daſs diese Gröſsen der Reizzuwüchse dem zunehmenden ursprünglichen Reize proportional ansteigen, oder auch, wie E. Hering es ausgedrückt hat, daſs der wirkliche Unterschied zweier eben merklich verschieden erscheinenden gleichartigen Gröſsen proportional mit den Reizgröſsen wächst. Belasten wir also einen Teil unsrer Haut mit einem Gewicht von der Schwere 1, und bedarf es einer Vergröſserung dieses Gewichts um $^1/_{10}$, damit wir einen Druckunterschied empfinden, so ist bei einem Gewichte von der Schwere 2 der doppelte, bei einem Gewicht von der Schwere 3 der dreifache Zuschlag, also $^2/_{10}$, $^3/_{10}$ der angenommenen Gewichtseinheit erforderlich, um eine eben merkliche Änderung unsrer Empfindung zu bewirken. 2 Decigramm stellen aber für 2 Gramm denselben relativen Reizzuwachs dar, wie 1 dg für 1 g und 3 dg für 3 g.

Ähnliche Ergebnisse erzielte Weber auch im Bereiche des Gesichts- und des Gehörssinns, als er den kleinsten Unterschied zu ermitteln suchte, welchen unser Auge bei der Vergleichung von Längendimensionen, unser Ohr bei der Vergleichung von Tonhöhen eben wahrzunehmen vermag, und diese weder sehr zahlreichen noch, wie sich später ergeben wird, in groſsem Umfange sichergestellten Thatsachen waren es, in welchen Fechner die Spuren eines Gesetzes zu erkennen glaubte, welches über die lange gesuchte Maſsbestimmung zwischen psychischem und physischem Gebiete Aufschluſs gäbe, eines Gesetzes freilich, dessen Gültigkeit anfechtbar bleiben muſs, weil es die Daten der Weberschen Untersuchungen nicht in ihrer rein erfahrungsmäſsigen Gestalt enthält, sondern einer zwar möglichen, aber keineswegs notwendigen Deutung unterzieht. Denn statt dieselben in der bereits mitgeteilten allein korrekten Form zusammenzufassen, legt es die Ermittelungen Webers dahin aus, daſs die eben merklichen subjektiven Empfindungsunterschiede, welche durch den Reizgröſsen proportional wachsende, also verschieden groſse objektive Reizzuwüchse bedingt werden, einander an Gröſse gleichzusetzen seien. In bezug auf das im früheren ausgeführte Beispiel sollte demnach die durch 2 oder 3 dg bewirkte Steigerung einer Druck-

empfindung der durch 1 dg bewirkten gleich werden können, wenn im ersten Fall 2 oder 3, im zweiten 1 g den ursprünglichen Reiz bildeten. Damit wäre nun allerdings ein Satz gewonnen, welcher eine bestimmte Aussage über das Verhältnis von Empfindungs- und Reizgröfsen enthielte, in kürzerer Form lauten würde, dafs gleichen relativen Reizzuwüchsen gleiche Empfindungen entsprächen. Allein diese von FECHNER mit Unrecht als WEBERsches Gesetz bezeichnete Aufstellung ist keineswegs eine unmittelbare Folge der von WEBER gefundenen Thatsachen, sondern nur das Ergebnis einer Spekulation, welche auf der höchst zweifelhaften (LOTZE, E. HERING)[1] Prämisse fufst, dafs eben merkliche Empfindungsunterschiede unter allen Umständen, möge die absolute Gröfse der verglichenen Reize sein, welche sie wolle, einander ihrem objektiven Mafswerte nach absolut entsprechen müfsten. Ein zweiter Einwand, welcher ebenfalls die logische Notwendigkeit der FECHNERschen Unterstellung in Zweifel zieht, basiert auf einer ganz andren Überlegung. Es ist nämlich wohl zu beachten, dafs der Mafswert einer Empfindung dieser nicht etwa an und für sich schon beiwohnt, sondern erst durch einen eigenartigen psychischen Prozefs, den der vergleichsweisen Schätzung, gewonnen wird. Demnach könnte die Empfindung als solche ihrer Intensität nach gar wohl mit der Reizgröfse proportional wachsen, dagegen der letztere Vorgang, die Schätzung, mit einem Fehler verbunden sein, welcher seinerseits mit den Reizgröfsen in direktem Verhältnis zunimmt, d. h., statt eines Gesetzes über den Mafswert von Empfindungen würde sich aus den empirischen Daten WEBERS nur ein Gesetz über die Fehlergröfse unsers Schätzungsvermögens ableiten lassen. Und hier begegnen wir uns wohl mit WUNDTS[2] Ansicht, nach welcher das FECHNERsche Gesetz nicht sowohl auf die reinen Empfindungen (Perceptionen), als vielmehr auf jene von letzteren ausgelösten psychischen Vorgänge Bezug hat, aus welchen sich in uns die Relationen der verschiedenen seelischen Zustände zueinander feststellen, kurz auf die Apperceptionen WUNDTS. Allgemein scheint also aus den beiden hier berührten Gründen gefolgert werden zu müssen, dafs ein notwendiger innerer Zusammenhang zwischen FECHNERS Deduktion und dem eigentlichen Inhalt der WEBERschen Untersuchungen nicht besteht. So richtig daher die weiteren Folgerungen FECHNERS sind, und so unbestreitbar es ist, dafs sich, wenn die gemachte Voraussetzung richtig wäre, die Gröfse unsrer Empfindungen nicht den Reizgröfsen direkt, sondern nur den Logarithmen derselben proportional verhalten müfste, so wenig kann die Grundlage dieser von FECHNER sogenannten psychophysischen Mafsformel für gesichert angesehen werden, und so wenig ist also auch durch letztere die Möglichkeit einer direkten

[1] E. HERING a. a. O. — H. LOTZE, *Medicin. Psychologie.* Leipzig 1852. p. 211.
[2] WUNDT, *Grundzüge der physiol. Psychologie.* 2. Aufl. Leipzig 1880. Bd. I. p. 351.

Proportionalität zwischen physischem und psychischem Geschehen erschüttert.

Die mathematische Ableitung der psycho-physischen Maſsformel ergibt sich nach den Grundsätzen der Infinitesimal-Rechnung sehr einfach, wenn man das von FECHNER sogenannte WEBERsche Gesetz zunächst wie folgt als Gleichung schreibt:

$$d\gamma = K \frac{d\beta}{\beta} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1)$$

wo $d\gamma$ den eben merklichen Empfindungsunterschied, β den ursprünglichen Reiz, $d\beta$ den Reizzuwachs, welcher den Empfindungsunterschied $d\beta$ bedingt, und K eine Konstante bedeutet. Nimmt man alsdann $d\gamma$ und $d\beta$ als kleinste Teile von γ und β und erteilt ihnen dadurch den Wert von Differentialen dieser Gröſsen, so führt die Integration der Gleichung (1) unmittelbar zu der zweiten

$$\gamma = K \log. \beta + \text{Konst.} \quad \ldots \ldots \quad (2)$$

Wie die alltägliche Erfahrung lehrt, gibt es Reize, deren Gröſse zwar noch bestimmbar, deren Wirkung auf die sensiblen Nerven aber gleich Null ist. Nennen wir einen solchen Reiz, welcher gerade schwach genug ist, um spurlos an unsern empfindungvermittelnden Organen vorüberzugehen, die Reizschwelle FECHNERS, b, und führen denselben in die Gleichung (2) ein, so erhalten wir eine neue Gleichung

$$o = K \log. b - \text{Konst.} \quad \ldots \ldots \quad (3)$$

und nach Subtraktion beider

$$\gamma = K \log. \beta - K \log. b$$
$$= K \log. \frac{\beta}{b} \quad \ldots \ldots \quad (4)$$

Für einen andren Reiz β_1 würde sich auf demselben Wege ergeben

$$\gamma_1 = K \log. \frac{\beta_1}{b}$$

und folglich

$$\frac{\gamma}{\gamma_1} = \frac{\log. \beta}{\log. \beta_1} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (5).$$

Insofern das psychophysische Gesetz FECHNERS durch die scheinbare Sicherheit seiner Fundamente ein wesentliches Hindernis bilden muſste, die Möglichkeit einer zwischen Reiz und Empfindung bestehenden direkten Proportionalität auch nur zu einer diskussionsfähigen zu machen, ist durch die Aufdeckung der Bedenken, welchen gerade der Haupt- und Vordersatz jenes Gesetzes unterliegt, und welche auch durch spätere gegnerische Ausführungen[1] keineswegs fortgeräumt worden sind, der Sinnesphysiologie offenbar ein Dienst erwiesen worden. Anderseits ist derselben jedoch zugleich auch das einzige Maſsprinzip geraubt worden, welches einer objektiven Handhabung in dem vorliegenden Gebiete fähig war, und uns somit jede Möglichkeit abgeschnitten, die Frage nach der zwischen Reiz und Empfindung bestehenden Maſsbeziehung einer exakten Lösung entgegen zu führen. Hieraus folgt, daſs jede Ansicht über das in Rede stehende Verhältnis zur Zeit nur von seiten ihrer gröſseren oder

[1] FECHNER, *In Sachen der Psychophysik.* Leipzig 1877. p. 42 u. 45. — S. EXNER, HERMANNS, *Hdbch. d. Physiol.* 1879. Bd. II. 2. p. 241 u. fg. — G. E. MÜLLER, *Zur Grundlegung d. Pschychophysik.* Berlin 1878.

geringeren Wahrscheinlichkeit beurteilt werden kann, einer strengen Ansprüchen genügenden Gewiſsheit dagegen notwendig ermangeln muſs, und erklärt sich, warum wir auch der von uns oben befürworteten Anschauung ausdrücklich nur eine sehr bedingte Berechtigung zuerkannt haben. In wie engen Grenzen selbst die WEBERschen Prinzipien Geltung besitzen, wird sich bei der speziellen Erörterung der einzelnen Empfindungsqualitäten herausstellen.

Die Zergliederung der psychischen Effekte, welche durch die Sinnesreize hervorgerufen werden, lehrt, daſs dieselben nicht auf diejenigen nächsten Vorgänge, welche als reine Empfindungen zu bezeichnen sind, beschränkt bleiben, daſs vielmehr jede der letzteren sich mit gewissen Vorstellungen und Urteilen verknüpft, welche der Laie allerdings irrigerweise mit zu dem Inhalt der eigentlichen Empfindungen zu rechnen, ja sogar als deren wesentlichen Inhalt zu betrachten pflegt. Es ist ferner leicht erweislich, daſs die Empfindungen lediglich durch die Vorstellungen, mit welchen sie sich kombinieren, durch die Auslegung, welche die Seele mit ihnen vornimmt, die Dienste leisten, für welche sie bestimmt sind. Die Lichtwellen, welche von einem Baum in unser Auge dringen, erzeugen zunächst allerdings nur einen solchen Zustand unsers Bewuſstseins, den wir eine grüne Empfindung nennen, allein scheinbar gleichzeitig mit dieser tritt vor die Seele ein sehr mannigfacher Komplex von Vorstellungen, die Beziehung der Empfindung auf einen auſserhalb unsers Ichs befindlichen Baum, die Vorstellung von der Form, Gröſse, Entfernung dieses Baumes; und diese sekundären Interpretationen sind es, welche aus der einfachen grünen Lichtempfindung eine zur weiteren psychischen Verarbeitung brauchbare Gesichts w a h r n e h m u n g machen. Unter allen den Vorstellungen, welche die Seele an die Empfindung knüpft, ist die wichtigste und verbreitetste die Vorstellung von der Äuſserlichkeit der Empfindungsursachen, die O b j e k t i v i e r u n g der Empfindungen; sie verlegt, wie das citierte Beispiel lehrt, ihre Lichtempfindung mit ihrer grünen Qualität in den äuſseren Baum, sie verlegt die Wärmeempfindung, welche bei Berührung eines warmen Körpers entsteht, in diesen, die Tonempfindung in die schwingende Saite oder Luftsäule der Orgelpfeife. Die Wahrnehmung der Objektivität der Empfindungsursachen ist durchaus nicht Inhalt der Empfindung selbst, jede Empfindung in jeder Sinnessphäre ist an sich etwas rein Subjektives; die Objektivierung ist nicht einmal eine angeborene, von selbst mit zwingender Notwendigkeit vor sich gehende psychische Verarbeitung der Empfindung, sie ist auf einem langen mühsamen Erfahrungswege, in welchen freilich die Seele bei ihrer Erziehung unvermeidlich hineingedrängt wird, erlernt. Die Seele des neugeborenen Kindes kennt noch gar nicht den Gegensatz zwischen dem empfindenden Ich und der Auſsenwelt, sie muſs erst durch Erfahrungen zu dem Schluſs getrieben

werden, daſs dieser Gegensatz existiert, ehe sie lernen kann, die von Anfang an vor ihr Bewuſstsein tretenden Empfindungen auf Auſsendinge zu beziehen. Welcher Art diese Erfahrungen sind, die zur Erkenntnis des Gegensatzes zwischen Ich und Auſsenwelt führen, wird bei der speziellen Sinneslehre zur Sprache kommen. Einen Einblick in die selbsterzieherische Thätigkeit unsrer Seele verschafft uns die sorgfältige von Tag zu Tag fortgesetzte Beobachtung Neugeborener[1] und die mögliche Zerlegung der völlig ausgebildeten seelischen Leistungen in ihre Elemente.[2] Jedenfalls wird es der Seele im Anfang schwer, ihre Empfindungen zu objektivieren, sie wird die Übertragung derselben in die Auſsenwelt mit einer gewissen Zaghaftigkeit vornehmen und sich des Denkaktes, welcher sie dazu veranlaſst, deutlich bewuſst werden. Allmählich, wenn tausend und aber tausend zufällige und absichtlich herbeigeführte Erfahrungen sie in ihrer Schluſsfolgerung bestärkt haben, wird sie sicherer und gelangt endlich dahin, daſs sie ohne Überlegung unmittelbar die Objektivitätsvorstellung der Empfindung anschlieſst und die zwischen beiden liegende Kluft, welche sie mühsam zu überbrücken gelernt hat, ganz übersieht. Der erzogenen Seele erscheint Empfindung und Vorstellung dem Inhalt nach und zeitlich so innig zu Einem verschmolzen, daſs sie nicht mehr imstande ist beide auseinander zu halten, selbst dann nicht, wenn sie weiſs, daſs diese Verschmelzung ein angelernter Irrtum ist. Ja sie geht so weit, daſs sie die Qualitäten der subjektiven Empfindungen den äuſseren Objekten, welche sie als Ursachen der ersteren erkennt, als Eigenschaften andichtet, daſs sie die Qualität der Farbe den lichtausstrahlenden Objekten, das Grün der Lichtempfindung den Blättern des Baumes, den Ton der schwingenden Saite, die Wärme dem Tastobjekt vindiziert, daſs sie sich dem unvertilgbaren Wahn hingibt, die Farbe dringe als etwas Fertiges von auſsen in das Auge, der Ton als solcher in das Ohr, daſs ihr die physiologische Wahrheit, nach welcher die Gesichtsempfindung leuchtet und die Hörempfindung tönt, unfaſsbar erscheint. Sie kehrt das Verhältnis zwischen Sinnen- und Auſsenwelt um, vergiſst, daſs die Auſsenwelt durch die Pforten der Sinnesorgane zur Seele hereindringt, und meint, daſs die Sinne nach auſsen wirken. „Nicht durch empfangenes Licht der Gegenstände“, sagt LOTZE treffend, „glauben wir im Sehen gereizt zu sein, sondern mit nach auſsen strahlender Sehkraft des Blickes sie in der Ferne leise zu betasten. Die Empfindung däucht uns eine in die Ferne wirkende Spürkraft, welche die entlegenen Objekte aufsucht und sie unserm Bewuſstsein annähert.“ Daſs diese Irrtümer so fest einwurzeln, ist keine Beeinträchtigung der Sinnesleistungen: im Gegenteil verdanken wir gerade diesen Irrtümern die prompten mühelosen Belehrungen

[1] PREYER, *Die Seele des Kindes.* Leipzig 1882.
[2] E. H. WEBER, a. a. O. (dies Lehrb. Bd. II. p. 121.)

über die Beschaffenheit der Aufsenwelt, für welche die Sinne überhaupt angelegt sind. Es wäre Zeit- und Kraftverlust, wenn wir lebenslänglich jede Empfindung zunächst isoliert als subjektiven Vorgang auffassen und dann erst durch eine weitläufige Geistesoperation, welche der Mitwirkung des Willens und der Aufmerksamkeit bedürfte, in eine objektive Vorstellung übersetzen müfsten. Nicht alle Empfindungen objektivieren wir, es gibt solche, die wir ausnahmslos auf unser empfindendes Subjekt beziehen, wie z. B. den Schmerz. Berühren wir einen warmen Körper, so verlegen wir die empfundene Wärme in das berührte Objekt, ist letzteres aber heifs, so suchen wir den empfundenen Schmerz in dem berührenden Teil unsrer Haut. Eine nähere Begründung dieses wesentlichen Unterschiedes zwischen objektivierbaren und nicht objektivierbaren Empfindungen folgt bei der Lehre vom Tastsinn.

Eine zweite äufserst wertvolle Kategorie von Vorstellungen, welche regelmäfsig an gewisse Empfindungen sich anschliefsen, bezieht sich auf die räumlichen Verhältnisse der Reizobjekte, oder zunächst der Sinnesorgane, und durch diese mittelbar der Reizobjekte. Jede Lichtempfindung verlegen wir nicht nur überhaupt in die Aufsenwelt, sondern auch in eine ganz bestimmte Richtung, versetzen sie an einen ganz bestimmten Ort des vorgestellten äufseren Raumes. Dadurch dafs wir die diskreten Lichtempfindungen, welche die einzelnen leuchtenden Punkte erzeugen, aus denen wir uns jedes Sehobjekt mosaikartig zusammengesetzt denken können, in ganz derselben relativen Anordnung, welche die Leuchtpunkte des Objektes wirklich einnehmen, nach aufsen projizieren, erhalten wir die umfassenden Wahrnehmungen über Gröfse, Form, Lage und Entfernung der sichtbaren Aufsendinge. Berührt ein Körper einen Teil unsrer Haut, so steht im Augenblick mit der Tastempfindung verschmolzen vor der Seele eine genaue Vorstellung von der Lage, Form und Gröfse der gereizten Hautfläche und mittelbar von der Form und Gröfse der berührten Fläche des Tastobjektes. Hören wir einen Ton, so verlegen wir ihn in die Schallquelle und suchen diese in bestimmter Richtung und Entfernung von unserm Ohr. Auch diese räumlichen Vorstellungen sind nicht angeborene Attribute der betreffenden Empfindungen, sondern erlernte Auslegungen derselben, auf demselben mühsamen Erfahrungsweg in der ersten Kindheit erlernt, wie die zuerst besprochenen Objektivitätsvorstellungen, aber auch eben so fest durch Übung angewöhnt, dafs sie schliefslich scheinbar Eins mit der Empfindung werden, dafs der erzogenen Seele die Tastempfindung wirklich in der berührten Hautstelle zu liegen scheint. Ja sie ist so pedantisch darauf eingeschult, die Tastempfindungen in die Stellen der Haut zu verlegen, an welchen die gereizte Nervenfaser endigt, dafs sie diese Lokalisierung auch dann noch vornimmt, wenn die betreffende Hautstelle gar nicht mehr da ist und die zugehörige Nervenfaser an einer beliebigen Stelle ihres Verlaufs gereizt wird,

dafs der Amputierte die Empfindung, welche durch Druck auf den sensiblen Nervenstumpf in der Wunde erzeugt wird, noch in die Haut der nicht mehr vorhandenen Gliedmafsen, in welchen jene Nerven endigten, verlegt.

Von einer vorläufigen Besprechung anderweitiger Vorstellungen und Urteile, welche sich an die einfachen Empfindungen knüpfen, sehen wir ab: es gilt für ihre Entstehung und Bedeutung im allgemeinen dasselbe, was für die besprochenen gilt.

Auch in betreff einer allgemeinen Wertschätzung der Sinnesleistungen glauben wir uns auf wenige Andeutungen beschränken zu dürfen; es gibt ja die alltägliche Erfahrung selbst dem oberflächlichen Beobachter reichen Aufschlufs darüber. Unsre Sinnesorgane sind die offenen Pforten, durch welche die Aufsenwelt der Seele über Sein und Geschehen in ihr, über Zustände und Veränderungen der nah und fern uns umgebenden Dinge die unendlich mannigfachen Botschaften zuträgt, welche nicht allein Grundlage und Inhalt unsers ganzen geistigen Lebens bilden, sondern auch in der Erhaltung unsrer körperlichen Existenz eine tiefeingreifende Rolle spielen. Die Sinne sind es, mit denen wir unsre Nahrung aufsuchen, erkennen und prüfen, Empfindungen sind es, welche den Trieb dazu wecken und die Gröfse der Zufuhr, wie sie das Bedürfnis erheischt, regulieren; Empfindungen belehren uns in der feinsten Weise über die qualitativen und quantitativen Verhältnisse aller äufseren Lebensbedingungen, z. B. Temperatur des umgebenden Mediums, Verunreinigung der Atemluft u. s. w., Empfindungen sind die Triebfedern für die Ausübung der Zeugungsgeschäfte. All unser Denken, ja all unser willkürliches Handeln fliefst mittelbar oder unmittelbar aus der einen Quelle der Empfindungen. Entweder sind es reelle zufällige, oder absichtlich herbeigeführte Empfindungen, welche die Seele denkend verarbeitet, oder sie stellt sich Empfindungen vor, mit deren Hilfe sie ihre ununterbrochenen Gedankenketten fortspinnt; ja selbst im Schlaf, wo die Thore der Sinne mehr weniger fest den Einwirkungen der Aufsenwelt verschlossen sind, träumt sie sich sehend, hörend, fühlend, und vermifst sogar die geträumten Lichtempfindungen, wenn sie die wandelbare Laune eines Traumes in einen dunkeln Raum führt. Prüfen wir aufmerksam und vorurteilsfrei den ganzen Kreis unsrer sogenannten freiwilligen Handlungen, so werden wir überall, offen oder versteckt, nahe oder fern liegend in Empfindungen die *vis a tergo* finden, welche sie hervorruft; von den ersten unbewufsten zwecklosen Reflexbewegungen des Neugeborenen an sind alle unsre Handlungen direkte oder indirekte Reaktionen auf Sinneseindrücke. Dafs wir überhaupt erst dann willkürlich in die Aufsenwelt eingreifen können, nachdem uns die Sinne zur Erkenntnis der Aufsenwelt verholfen haben, versteht sich von selbst; es ist aber auch in jedem einzelnen Fall die Entwickelung lebendiger Willenskraft an einen Impuls, den die Sinne von aufsen

zuleiten, gebunden, sei es, daſs die Auslösung der Reaktion durch diesen Impuls unmittelbar erfolgt, sei es, daſs zwischen Reiz und Reaktion eine kürzere oder längere Denkoperation eingeschaltet liegt. Geht einer dieser kostbaren unersetzlichen Lehrer und Leiter im Leben verloren, erlischt der Gesichtssinn, so engt sich, trotzdem daſs die Resultate seiner früheren Leistungen als Erinnerungsschätze bleiben, der Ideen- und Handlungskreis in auffallender Weise ein; fehlen aber von Geburt an ein oder mehrere wichtige Sinne, so vegetiert die Seele zeitlebens in trübseligem Stumpfsinn dahin, und keine Kunst der Erziehung kann ihren freien Willen der Lethargie entreiſsen, zu welcher ihn der Mangel der Empfindungsimpulse verdammt.

GEFÜHLSSINN.

ALLGEMEINES.

§ 86.

Charakteristik der Gefühlsempfindungen. Es lassen sich die verschiedenen Empfindungsqualitäten, die man unter dem gemeinschaftlichen Begriff der Gefühlsempfindungen zusammenfaſst, ebensowenig wie irgend eine andre Empfindung definieren; die Angabe der erregenden Ursachen und der zu ihrer Erzeugung bestimmten Organe definiert die Empfindungen selbst nicht, der Mangel aller objektiven Merkmale macht eine ihrem Wesen entlehnte Definition vorläufig unmöglich. Man unterscheidet als Arten der Gefühlsempfindung: Schmerz, Hunger, Durst, Wollust, Kitzel, Schauder, Druck-, Temperaturempfindung, das Muskel- oder Anstrengungsgefühl, endlich das Gleichgewichtsgefühl, alles Empfindungen, welche unter sich ebensowenig direkt vergleichbar sind, wie die Empfindung des roten und blauen Lichtes, und nur darum von uns unter einem gemeinschaftlichen Gattungsbegriffe zusammengefaſst werden, weil sie uns subjektiv eine gewisse Verwandtschaft untereinander zu besitzen scheinen.

Man hat wiederholt versucht, die uns inwohnende Fähigkeit, das Bewegte vom Unbewegten zu unterscheiden und überhaupt den Begriff der Bewegung zu bilden, auf eine unmittelbare Sinnesthätigkeit unsrer Haut und unsers Auges zurückzuführen.[1] Hiernach würden wir aber in der Bewegung irgend eines Objektes als solcher eine Reizursache zu erkennen haben, wie sie das Licht, der Schall u. s. w. darstellt. Abgesehen davon aber, daſs sich eine solche Anschauung schwerlich rechtfertigen lassen dürfte, leiden speziell die VIERORDTschen Experimente, welche die Auffassung der Bewegung von seiten unsers Tastorgans als Akt eines einfachen direkten Empfindungsvorgangs darthun sollen, an dem Fehler, daſs sie absolut nicht gelingen. Führen wir einen leicht drückenden Gegenstand mit der einen Hand quer über die Druckfläche eines

[1] EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 3. Abth. 1875. Bd. LXXII. p. 156. — VIERORDT, *Ztschr. f. Biologie.* 1876. Bd. XII. p. 226.

festgehaltenen Fingers der andren hinweg, so erscheint letzterer unserm Gefühl bei objektiver Beobachtung stets in Ruhe verharrend, nicht, wie VIERORDT will, in entgegengesetzter Richtung fortbewegt. Wie die Dinge augenblicklich liegen, ist daher kaum eine Veranlassung vorhanden, die alt hergebrachte Vorstellung, daſs die Auffassung der Bewegung als ein Akt der Wahrnehmung zu bezeichnen ist, welcher wie immer auf einem Urteil über das Verhältnis zweier verschiedener, im gegenwärtigen Falle zeitlich verschiedener Empfindungen zueinander beruht, aufzugeben. Wir haben demgemäſs auch bis auf weiteres absehen zu müssen geglaubt, den hier aufgezählten Gefühlsqualitäten eine neue, das Bewegungsgefühl, hinzuzufügen.

Eine der genannten Gefühlsqualitäten, der Schmerz, kann durch Erregung der verschiedensten Nervenbahnen erzeugt werden, die andern, mit Ausnahme der Empfindungen des Hungers und des Durstes, deren peripherer Ursprung überhaupt bezweifelt werden kann, entstehen dagegen infolge der Thätigkeit gewisser auf bestimmte Abschnitte unsrer Körperoberfläche beschränkter Nervengebiete.

Die Gefühlsempfindungen werden zweckmäſsig seit E. H. WEBERS Vorgang in zwei groſse Klassen gesondert, insofern sie sich entweder mit einer Vorstellung von der objektiven Erregungsursache unauflöslich verknüpft zeigen, oder nur Zustände des empfindenden Subjekts zum Inhalt haben. Die erste Kategorie umfaſst die eigentlichen Sinnesempfindungen, die zweite die sogenannten Gemeingefühle. Zu jenen rechnet man die Druck- und die Temperaturempfindung, welche beide zusammen als Tastempfindungen bezeichnet werden, zu diesen alle noch übrigen Gefühlsempfindungen. Von wie abweichender Beschaffenheit die in uns irgendwie hervorgerufenen Gefühle aber auch sein mögen, unserm Bewuſstsein scheinen sie, wie gesagt, dennoch verwandter Natur. Hieraus erklärt sich, daſs wir sämtliche Teile unsers Körpers, von welchen unter dem Einflusse äuſserer Erregungsursachen, sei es Tastempfindungen, sei es Gemeingefühle, sei es beide zugleich, in uns ausgelöst werden, in bezug auf dieses Vermögen mit dem einzigen Worte sensibel, d. i. empfindlich, zu charakterisieren pflegen.

Fast alle Teile unsers Körpers sind empfindlich, denn fast alle sind mit Nerven versorgt, deren Reizung einen sich zentripetal fortpflanzenden Thätigkeitszustand und in letzter Instanz eine Gefühlsempfindung zur Folge hat. Auſser den nervenlosen Oberhautanhängen der Haare und Nägel und den aus reinem Knorpelgewebe zusammengesetzten Gebilden können daher auch sämtliche Organe unsers Körpers bei Einwirkung von Reizungen, welche ihre Substanz und die in letzterer verborgenen sensiblen Nerven treffen, unter Umständen die Quelle lebhafter Schmerzempfindungen werden. Die willkürlichen Muskeln enthalten neben motorischen Nervenfasern auch sensible, welche bei der Verkürzung der Muskelfasern wahrscheinlich einen Druck erleiden und, hierdurch erregt, die Entstehung des oben erwähnten Muskel- oder Anstrengungsgefühls vermitteln, eines Gefühls, welches uns nicht nur zu einer genauen Vorstellung von dem

Thätigkeitsgrade der Muskeln und indirekt von der Art und Gröfse der ausgeführten mechanischen Bewegung verhilft, sondern uns auch von einer Menge äufserer, zur Art und Gröfse der ausgeführten Bewegung in direkter Beziehung stehenden Verhältnisse, z. B. der Schwere gehobener Gewichte, der Form und Gröfse von Objekten, über welche wir den tastenden Finger oder den Blick hinbewegen, Kunde verschafft. Überschreitet die Thätigkeit unsrer Muskulatur ein gewisses Mafs, sei es, dafs wir dieselbe in zu anhaltenden oder in allzustarken Gebrauch ziehen, so entwickelt sich aus dem gesteigerten Anstrengungsgefühl das Ermüdungsgefühl, welches in seiner höchsten Ausbildung vom eigentlichen Schmerzgefühl kaum unterschieden werden kann und von unsrer Seele ebenso wie das Muskelgefühl in die überarbeiteten Organe selbst verlegt wird. In den Schleimhäuten ferner, in den serösen Häuten, in den Drüsen breiten sich sensible Nerven aus, welche gewisse Zustände der von ihnen erregten Organe durch Erwecken einer Schmerzempfindung verraten, ohne dafs dieselbe immer zu einer deutlichen oder richtigen Vorstellung vom Ort der Schmerzerregung führte. Die ganze Oberfläche der äufseren Haut endlich und die Oberfläche der Eingangshöhle des Verdauungskanales, der Mundhöhle, werden mit Nerven versorgt, welche nicht allein gewisse Arten ihrer Erregung durch das Gemeingefühl des Schmerzes und andre Qualitäten des Gemeingefühls beurkunden, sondern auch zwei qualitativ verschiedene echte Sinnesempfindungen, Tastempfindungen, bei Ansprache ihrer peripherischen Enden durch gewisse äufsere Reize erzeugen. Wirkt Druck auf die Haut, und übersteigt dieser Druck eine gewisse minimale und maximale Intensitätsgrenze nicht, so entsteht die nach der erregenden Ursache als Druckempfindung bezeichnete spezifische Empfindung. Wird der Haut Wärme zugeführt oder entzogen, so entstehen die sogenannten Temperaturempfindungen, die wir in Wärme- und Kältegefühl scheiden; ersteres wird durch Wärmezufuhr, letzteres durch Wärmeentziehung erzeugt. Druck- und Temperaturempfindungen veranlassen die Seele zu Vorstellungen von den erregenden Ursachen als äufseren Objekten, beide verknüpfen sich mit genauen Vorstellungen von den erregenden Ursachen als äufseren Objekten, beide verknüpfen sich mit genauen Vorstellungen von dem Ort, der Stelle des Tastorgans, auf welche der ursächliche Reiz gewirkt hat. Durch diese vor allen andern wahren Gefühlsnerven sie auszeichnenden Leistungen sind die Nerven, welche in der Haut und Mundhöhle endigen, als Tastnerven charakterisiert; sie allein sind imstande, uns die spezifischen Druckempfindungen und Temperaturempfindungen zu verschaffen, zwei gleiche an verschiedenen Stellen erregte Empfindungen räumlich wahrnehmen zu lassen und Vorstellungen von äufseren Objekten zu erwecken. Die wesentliche Bedingung, welche die Tastnerven zu diesen Leistungen befähigt, liegt in ihrer Endigungsweise in der Haut. Die Haut mit teils bekannten,

teils unbekannten Apparaten und Einrichtungen an den peripherischen Enden der sensiblen Nerven, bildet für diese das Sinnesorgan. Druck- und Temperatureinwirkungen sind die adäquaten Reize desselben und verursachen demgemäfs nur dann Druck- und Temperaturempfindungen, wenn sie durch die Haut zu den peripheren Enden der Hautnerven gelangen; treffen dieselben Reize dieselben Nerven an irgend einer Stelle ihres Verlaufes, also z. B. den Nervenstamm, welcher alle von einer bestimmten Hautprovinz kommenden Tastnervenfasern enthält, so erzeugen sie niemals jene spezifische Sinnesempfindung, sondern bei gewisser Intensität der Einwirkung nur Schmerz. E. H. WEBER hat dies durch folgende schöne Versuche erwiesen. Taucht man den Ellenbogen in eiskaltes Wasser, so entsteht zunächst infolge der Einwirkung der Kälte auf die Nervenenden in der Haut des Ellenbogens das spezifische Kältegefühl; einige Zeit darauf, nachdem die Kälte allmählich durch die bedeckenden Teile hindurchgedrungen ist, entsteht durch unmittelbare Einwirkung derselben auf den Stamm des *nervus ulnaris* Schmerz, welcher mit dem Kältegefühl nichts gemein hat, welcher ebenso durch starken Druck auf den Ulnarnerven erzeugt wird, bei welchem aufserdem nicht der Ort der Schmerzerregung zum Bewufstsein kommt, indem wir den Schmerz nicht im Ellenbogen, sondern vielmehr in der Haut des Unterarmes und der Ulnarseite der Hand, also in den Teilen, in welchen die getroffenen Nervenfasern endigen, empfinden. Wird Wasser von + 6 bis + 15° R. durch ein Klystier in den Mastdarm gespritzt, so empfindet man am After die Erregung der dort endigenden Nerven als Kälte; allein im Inneren des Leibes entsteht kein Kältegefühl, obwohl das Wasser entschieden durch die Darmwand hindurch den sensiblen Fasern der Lenden- und Sakralnerven Wärme enzieht. Dafs das geringe Kältegefühl, welches nach kalten Klystieren nachträglich zuweilen an der vorderen Bauchwand entsteht, durch die Enden der daselbst verbreiteten Hautnerven, bis zu denen die Wärmeentziehung vom Darm aus vorgedrungen ist, entsteht, hat WEBER bestimmt erwiesen. Ebensowenig sind die sensiblen Fasern andrer Organe imstande, gleichviel ob ihr Stamm oder ihre Enden Druck- und Temperatureinwirkungen ausgesetzt werden, die entsprechenden spezifischen Empfindungen zu erzeugen. Druck, Kälte oder Wärme auf die sensiblen Nerven der Muskeln, Schleimhäute oder Drüsen appliziert, erregen, wenn sie überhaupt ein Gefühl hervorrufen, Schmerz. Die Empfindungen, welche die Erregung der Enden der Hautnerven erzeugt, unterscheiden sich noch in andrer Weise, nicht blofs durch ihre Qualität, von denen, welche Erregung derselben Nerven im Verlauf oder andrer sensibler Nerven hervorbringt. Berühren wir mit einem Finger ein äufseres Objekt oder auch einen andren Teil unsers Körpers, so tritt vor das Bewufstsein nicht die Empfindung des durch Druck veränderten Zustandes der berührenden Fingerspitze, sondern ohne weiteres die Vorstellung des

berührten äuſseren Objektes, wir fühlen den berührten Gegenstand, wie der gewöhnliche auf einer Verwechselung von Empfindung und Vorstellung beruhende Ausdruck lautet. Wir fühlen dagegen, wie WEBER entgegenstellt, mit unserm Zwerchfell nicht den Magen, obwohl es denselben bei seinem Niedergang mit Kraft drückt, wir fühlen durch einen Muskel nicht einen andren Muskel oder einen Knochen, auf den er drückt; der durchschnittene Muskel schmerzt, erweckt aber nicht die Vorstellung vom schneidenden Instrument als äuſserem Objekt. Die Ursache dieses Unterschiedes liegt nach WEBER in folgendem: „Die Empfindung führt nur da zur Unterscheidung der äuſseren Objekte von den empfindenden Teilen, wo die Bewegung der empfindenden Teile entweder, oder der zu empfindenden Objekte eine hinreichend bemerkbare Abänderung der Empfindung hervorbringt.“ Die Abänderung der Empfindung durch Bewegung der Tastorgane gegen das Objekt, oder des letzteren gegen die empfindenden Teile ist doppelter Art. Entweder wird die Empfindung quantitativ verändert; bewegen wir unsern Finger senkrecht gegen ein Objekt, so entsteht bei der ersten Berührung ein leises Druckgefühl, suchen wir die Bewegung fortzusetzen, so verstärkt sich das Druckgefühl infolge des Widerstandes, welchen das Objekt dieser Bewegung entgegensetzt. Oder der „empfundene Ort“ verändert sich; vermöge des Raumsinnes, welcher als ein besonderes Vermögen des Tastsinnes zu unterscheiden ist, erkennen wir den Ort unsrer Haut, auf welchen ein äuſseres Objekt einen Druck ausübt, erkennen die Veränderung dieses Ortes, wenn sich das Objekt auf der tastenden Fläche verschiebt, erkennen daher die Bewegung des Objekts, sobald wir aus dem Mangel des entsprechenden Muskelgefühls entnehmen, daſs unser Tastorgan ruht. Wir werden die Bedingungen dieses Raumsinnes alsbald genauer kennen lernen, hier nur so viel, daſs wir zwei nebeneinander stattfindende Eindrücke als räumlich getrennt unterscheiden, sobald sie die Enden von zwei verschiedenen sensiblen Fasern treffen, von denen jede in den Zentralorganen eine mit einem nicht zu definierenden Lokalmerkmal versehene Empfindung erregt. Zwei Eindrücke, welche zwei verschiedene Punkte des Verlaufes derselben Faser treffen, können niemals doppelt, niemals räumlich getrennt empfunden werden. Es ist sogar völlig undenkbar, daſs eine räumliche Unterscheidung von zwei Eindrücken, welche zwei verschiedene Endpunkte derselben (sich teilenden) Nervenfaser in der Haut treffen, möglich ist. Durch diesen Raumsinn und das aus dem Gemeingefühl der Muskeln hervorgehende Bewuſstwerden unsrer Bewegungen gelangen wir zu räumlichen Anschauungen und zur Objektivierung unsrer Tasteindrücke; Raumanschauungen und Beziehung unsrer Tastempfindungen auf äuſsere Objekte hängen auf das innigste zusammen. Indem wir unsre Tastorgane bewegen, erhält die Seele durch das Muskelgefühl Kenntnis von diesen Bewegungen; während derselben erhalten wir nun entweder keinen Tasteindruck, oder Tast-

drücke verschiedener Art; dasselbe Muskelgefühl kann von den
schiedenartigsten Tastempfindungen begleitet sein. Wäre dasselbe
skelgefühl stets von gleichen Tastempfindungen begleitet, so würde
n psychischer Zwang zu einer Sonderung beider existieren. Ge-
e der Mangel aller gesetzmäfsigen Beziehungen zwischen den
skelgefühlen und den ihnen associierten sonstigen Empfindungen
es nach LOTZE [1], wodurch unsre Seele die einen von den andern
trennen und in den ersteren das Mittel zu gewahren veranlafst
d, vermöge dessen sie von dem Gegensatz zwischen den ewig
hselnden äufserlichen Empfindungen und ihrem eignen konstanten
bst, zwischen objektiver und subjektiver Welt Kunde erhält.
r lernen von diesen als äufserlich erkannten Empfindungsobjekten
uns selbst angehörigen, nur relativ für den tastenden Teil äufseren
le unterscheiden, indem bei Berührung einer tastenden Fläche
einer andren eine Doppelempfindung entsteht. Jeder der beiden
chen erscheint die andre als äufseres Objekt, dessen Wahrnehmung
mit dem Muskelgefühl sich verbindende Tast-(Druck-)Empfindung
ingt. Auch ohne Hilfe des Gesichtssinnes erkennen wir daher
Berührungsobjekte, welche selbst die berührenden Teile wiederum
Objekte empfinden, als Teile unsers Selbst. Auf welche Weise
mit Hilfe des Raumsinnes und der Bewegungsgefühle zu Vor-
llungen von der Gröfse, Gestalt und Lage der Objekte im Raume
angen, werden wir unten erörtern. Es galt hier nur zu zeigen,
welchen Ursachen es beruht, dafs die von den Nerven der Haut
mittelten Empfindungen von der Seele objektiviert werden, regel-
fsig und ohne dafs wir uns der geistigen Operation, durch welche
se Verknüpfung der einfachen Empfindung mit einer Vorstellung
wirkt wird, bewufst werden.

Aufser den beiden hier im allgemeinen besprochenen Sinnesempfindungen
Haut glaubt G. MEISSNER [2] noch eine dritte von ihnen verschiedene auf-
funden zu haben, welche von ihm als „einfache Tastempfindung" bezeichnet
d und durch die blofse Berührung eines körperlichen Objektes mit der
gerhaut, unabhängig von allen dabei zur Wahrnehmung gelangenden Druck-
r Temperaturempfindungen, entstehen soll. Vor der Hand finden wir in-
sen weder in irgend welchen physiologischen Thatsachen, noch in der Re-
tion unsers eignen Bewufstseins einen Grund, die Empfindung, welche die
rührung eines beliebigen Teils unsrer Körperfläche mit Einschlufs der Finger
uns hervorruft, für qualitativ different von einer Druckempfindung zu erachten.

HISTOLOGIE DER HAUTNERVEN.

§ 87.

Die grofse Mannigfaltigkeit der Gefühlsempfindungen, welche
e Nerven unsrer Oberhaut dem Bewufstsein übermitteln, kann nach

[1] H. LOTZE, *Medicin. Psychologie.* Leipzig 1852. p. 421.
[2] G. MEISSNER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut.* Leipzig 1853; *Ztschr. f. rat. Medicin.* N. F. Bd. IV. p. 260. — Vgl. O. FUNKE, SCHMIDTs *Jahrb. d. Med.* 1853. Bd. LXXIX. 2. u. 1854 Bd. LXXXII. p. 287.

früheren Auseinandersetzungen (s. o. p. 124) ihre Ursache nicht in einer qualitativ verschiedenen Reaktionsweise der in der Haut sich ausbreitenden und hier wie überall nur als Leitungsapparate dienenden Nervenfasern haben. Sie wäre indessen physiologisch nicht begreiflich, wenn nicht das Vorhandensein peripherer und zentraler Nervenendapparate angenommen werden dürfte, von welchen die ersteren nur durch bestimmte Erregungsmittel zur Thätigkeit veranlaſst werden können, die letzteren den ihnen auf der Bahn der Nervenfasern zugeführten Impuls in eigenartiger Weise umgestalteten, um die gleichzeitig wachgerufene Psyche mit einem besonders gearteten Eindrucke zu versehen. Ein tieferes Verständnis der Leistungen, welche den sensiblen Hautnerven obliegen, ist folglich nur erlangen, wenn vorerst das histologische Verhalten der letzteren im Zentrum und an der Peripherie klar gelegt sein wird. Leider muſs jedoch von vornherein zugestanden werden, daſs bezüglich des zweiten Punktes die zu lösenden anatomischen Fragen noch gar keine Beantwortung gefunden haben und voraussichtlich auch so bald nicht finden werden; was hinsichtlich des ersten Punkes ermittelt worden ist, wird sich aus der folgenden histologischen Darstellung ergeben.

Die sensiblen Nervenfasern der menschlichen Haut, welche uns später in den hinteren Rückenmarkswurzeln vereinigt und einem Teil der Gehirnnerven beigemengt begegnen werden, tragen die gleichen anatomischen Merkmale an sich, welche wir bereits bei einer andren Gelegenheit (s. Bd. I. p. 511) als Gemeingut der Nervenfasern überhaupt kennen gelernt haben. Sie treten in kleinen Stämmchen allerorts an die Cutis heran, durchsetzen als solche das Corium derselben und bilden in einiger Entfernung unter den Papillen (s. Bd. I. p. 436) mehr weniger dichte Plexus. Von diesen Plexus, in welchen vielfach meist dichotome Teilungen der Faserelemente vorkommen, lösen sich marklose sowohl als auch markhaltige Fibrillen ab und steigen aufwärts zu der Epithelgrenze der Epidermis empor. Die ersteren dringen, sich fein verästelnd, zwischen die Zellen des Rete Malpighii bis hoch in die festeren Zellenschichten der Epidermis hinein, wo sie mit freien häufig knopfförmig angeschwollenen Spitzen enden, die letzteren treten in enge Beziehung zu eigenartigen Gebilden von cellulärer Natur, welche bald vereinzelt in den tiefsten Schichten des Stratum Malpighii, MERKELS Tastzellen, bald zu Gruppen vereinigt in den Coriumpapillen liegen, die von G. MEISSNER entdeckten Tastkörperchen. Eine der zweiten Endigungsart äuſserlich sehr verwandte Form sind die von W. KRAUSE sogenannten Endkolben, deren vollkommenste Repräsentanten in der bindegewebigen Grundlage einiger der Oberhaut dicht angrenzenden Schleimhäute der Conjunctiva bulbi, der Lippen, der Vagina und der Glans penis angetroffen werden. An letzteren beiden Orten haben sie von KRAUSE einen besonderen Namen, den der Genitalnerven- oder Wollustkörperchen, erhalten. Ein kleiner Teil der die Cutis versorgenden Nervenstämmchen endlich erreicht sein definitives Ende schon vorher innerhalb des subkutanen Bindegewebes in Apparaten, welche, zuerst von VATER beschrieben, nach langem Vergessensein von PACINI wieder entdeckt worden und als VATERsche oder PACINIsche Körper bekannt sind. Aus dem gesagten ergibt sich allgemein, erstens, daſs sämtliche Arten der Hautnervenendigung durch mehr weniger dicke Schichten darüberliegenden Gewebes vor einem direkten Angriffe reizender, namentlich mechanischer Einwirkungen geschützt sind, zweitens, daſs nur eine von den aufgezählten Endigungsweisen, die an oder vielleicht sogar in Terminalzellen stattfindenden, Ein-

richtungen erkennen läfst, welche dazu dienen könnten, bestimmte, die Nervenfaser selbst nicht erregende Reizimpulse von erregender Kraft umzugestalten, gerade so wie die Nervenenden der Retina die Ätherschwingungen des Lichtes, welche keinerlei Wirkung auf die Opticusfibrillen selbst haben, in sich aufnehmen und in verwandelter Form den mit ihnen irgendwie verbundenen Nervenfasern übertragen. Die freie Endigung der Achsencylinder dagegen mufs nach den Gesetzen der allgemeinen Nervenphysiologie durch alle Nervenreizmittel, falls dieselben die nötige Intensität besitzen, in Thätigkeit versetzt werden; und wenn gleichartige Reize etwa dennoch durch Vermittelung solch freier Enden an verschiedenen Körpergegenden spezifisch verschiedene Gefühlsempfindungen auszulösen vermöchten, so würde eine Erklärung für den abweichenden psychischen Effekt allein darin gesucht werden können, dafs die verschiedenen peripherischen Körperabschnitten entsprechenden psychischen Zentralpunkte ungleichartig beschaffen wären und darum zur Entstehung qualitativ verschiedener Empfindungen Anlafs gäben.

Die freie Endigung von Gefühlsnerven zwischen Epithelzellen der Körperoberfläche ist von COHNHEIM mit Hilfe des Chlorgolds zuerst zweifellos in der Hornhaut des Auges nachgewiesen und ebenda von zahlreichen Mikroskopikern[1] für eine grofse Reihe von Wirbeltierklassen und für den Menschen bestätigt, späterhin auch unter Anwendung des gleichen Tinktionsverfahrens in verschiedenen Regionen der Körperhaut wiedergefunden worden. Und gegenwärtig kann die Existenz knopfförmiger Achsencylinderenden zwischen den Zellen des Rete Malpighii sowohl bei Säugetieren als auch beim Menschen keinem begründeten Zweifel mehr unterworfen sein.[2] Weiterhin ist ein ganz analoges Verhalten der Nerven in betreff vieler Schleimhäute (Conjunctiva, Gaumen-, Vagina-, Oesophagus-, Magenschleimhaut) beschrieben worden, allerdings vor der Hand nur bei Tieren.[3] Es scheint somit, als ob die sogenannte freie Nervenendigung eine sehr weite Verbreitung im gesamten Organismus besitzt. Ob gewisse von LANGERHANS und EBERTH beschriebene, zwischen den Retezellen liegende, sich in Chlorgold schwarz färbende verästelte Zellen mit dem intraepithelialen Nervennetz kontinuierlich zusammenhängen, ist dagegen höchst zweifelhaft. Denn erstens geben beide Beobachter an, dafs sie eine solche Verbindung direkt nicht gesehen haben, anderseits ist bekannt, dafs bei vielen Tieren an demselben Orte nicht selten Pigmentzellen von entsprechendem Aussehen angetroffen werden. Es liegt deshalb wohl nahe, die fraglichen Gebilde trotz ihres Pigmentmangels in ungefärbten Hautbedeckungen den in andern Fällen an gleichem Orte und in gleicher Form vorkommenden Pigmentzellen homolog zu setzen, womit selbstverständlich ihre eventuelle Beziehung zum Nervensystem erst recht an Wahrscheinlichkeit verliert (PALLADINO, MERKEL).[4]

Die zweite näher zu besprechende Endigungsart der Hautnerven ist in ihrer typischen Bedeutung wohl erst von MERKEL richtig erkannt worden. Einzelne Stimmen waren zwar schon früher zu gunsten der Ansicht laut geworden, dafs Nervenfasern mit zelligen Elementen der Oberhaut in Verbindung träten. So hatte bereits HENSEN mitgeteilt, einen solchen Zusammenhang mit den Epithelzellen in der Haut der Froschlarven direkt beobachtet zu haben,

---

[1] COHNHEIM, *Arch. f. pathol. Anat.* 1867. Bd. XXXVIII. p. 343. — KOELLIKER, *Hdbch. d. Gewebel.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 247 u. 650. — HOYER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1873. Bd. IX. p. 220. — WALDEYER, *Hdbch. d. ges. Augenheilk.* von GRAEFE u. SAEMISCH. 1874. Bd. I. p. 208 u. fg.

[2] P. LANGERHANS, *Arch. f. pathol. Anat.* 1868. Bd. LXIV. p. 325. — PODCOPAËW, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1869. Bd. V. p. 506. — EBERTH, ebenda. 1870. Bd. VI. p. 225. — MERKEL, ebenda. 1875. Bd. XI. p. 636. — CYBULSKY, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1883. Bd. XXXIX. p. 653.

[3] P. LANGERHANS, a. a. O. p. 330. — HELFREICH, *Üb. d. Nerv. d. Conjunctiva u. Sclera.* Würzburg 1870. — MORANO, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1871. No. 15. — ELIN, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1871. Bd. VII. p. 382. — CHRSCHTSCHONOWITSCH, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 1871. 2. Abth. Bd. LXIII. p. 301. — GONIAEW, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1875. Bd. XI. p. 479.

[4] PALLADINO, *Bulletino dell' associazione dei naturalisti e medici di Napoli.* 1871. No. 10. — MERKEL, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1875. Bd. XI. p. 636; 1878. Bd. XV. p. 415; *Üb. d. Endig. sensiblen Nerven in d. Haut d. Wirbelthiere.* Rostock 1880.

W. FLEMMING einen solchen in den Fühlern von Landschnecken gesehen, und TOMSA über eine Macerationsmethode (Kochen mit salzsäurehaltigem Alkohol) berichtet [1], welche die Terminalzellen der Hautnerven zu isolieren gestatten sollte. Indessen haben doch erst die Arbeiten MERKELS nach dieser Richtung eine umfassende und zugleich sichere Grundlage geschaffen; erst durch seine Untersuchungen wurde der Nachweis geliefert, dafs ein Teil der Hautnerven in den verschiedensten Tierklassen und auch beim Menschen an Gebilde von zweifellos cellulärem Charakter herantritt, und dafs die von MEISSNER entdeckten Endapparate, die Tastkörperchen, nur eine besondere Form dieses Endigungstypus vorstellen.

Die endständigen Zellen, zu welchen sich eine Anzahl ausnahmslos markhaltiger sensibler Hautnerven begibt, von MERKEL kurzweg **Tastzellen** genannt, gleichen in ihrem Aussehen Ganglienzellen. Sie besitzen dasselbe feinkörnige Protoplasma wie diese und enthalten ebenso, wie diese, einen durch besondere Gröfse und durch ein deutlich entwickeltes Kernkörperchen ausgezeichneten Kern. In vereinzeltem Zustande traf sie MERKEL im Schweinerüssel in den tiefsten Schichten des Rete Malpighii und der äufseren Wurzelscheide der Haare an, wo übrigens vor MERKEL schon DIETL [2] bei andern Tierklassen birnförmige, mit markhaltigen Nervenfasern zusammenhängende Bildungen beschrieben und gezeichnet hat, welche nichts Andres als die von MERKEL hier aufgefundenen Tastzellen sein können. Eine ganz besondere Gröfse erreichen sie in der Schnabelhaut und Zunge einiger Schwimmvögel, namentlich der Ente, wo man ihnen in Form der sogenannten GRANDRYschen Körper, freilich nicht in dem epithelialen, sondern in dem oberflächlichen Bindegewebestratum der Cutis untermischt mit VATERschen Körpern begegnet. Denn das wesentliche Element der GRANDRYschen Körper [3] sind eben die Tastzellen, welche meist zu zweien oder dreien in ihnen vereinigt und von einer derben Bindegewebskapsel umhüllt, von MERKEL als Zwillings- und Drillingstastzellen angesprochen worden sind. Der Nachweis eines Zusammenhangs der Tastzellen mit Nervenfasern ist bei Tieren (Schwein, Ente) insofern unzweideutig gelungen, als man eine markhaltige Nervenfaser bis zu den Zellen selbst mit Leichtigkeit verfolgen kann. Weiterhin sehen wir den seiner Markhülle beraubten Achsencylinder an ein scheibenförmiges Gebilde, die sogenannte **Tastscheibe** [4], herantreten, welche letztere stets zwischen je zwei Tastzellen eingeschoben liegt, ohne jedoch mit deren Substanz nachweislich zu verschmelzen. Es besteht also hier ein ähnliches Verhältnis vielleicht nur scheinbarer Kontiguität, wie zwischen motorischer Endplatte und Muskelfaser. Beim Menschen, wo MERKEL in dem Rete Malpighii des Oberschenkels und des Nagelfalzes Tastzellen ähnliche Bildungen aufgefunden hat, ist überhaupt noch nichts Bestimmtes über eine Beziehung derselben zum Nervensystem ermittelt worden. In den Haaren der menschlichen Gesichtshaut hat JOBERT [5] die Nervenfasern zwar bis zu der äufseren Wurzelscheide verfolgen, ihren weiteren Verbleib aber nicht weiter eruieren können. Nur die von MEISSNER entdeckten Tastkörperchen (Fig. 84 *a b*), *corpuscula tactus*, welche eben nichts Andres als Aggregate zahlreicher von einer derben Bindegewebskapsel umschlossener Tastzellen sind, lassen keinem Zweifel über ihre direkte Beziehung zu markhaltigen Nervenfasern Raum. Man findet diese kleinen, meist oval gestalteten, mitunter jedoch auch rundlichen Organe vorzugsweise in der Haut der *vola manus* und der *planta pedis*, spärlicher schon in der Dorsalhaut der Finger, der Haut der Brustwarze und der

[1] MERKEL, a. a. O. — HENSEN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXXI. p. 51 u. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1868. Bd. IV. p. 111. — W. FLEMMING, ebenda *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 439. — TOMSA, *Wiener med. Wochenschr.* 1865. No. 53.

[2] DIETL, *Wiener Sitzber.* Math.-ntw. Cl. 3. Abth. 1872. Bd. LXVI. p. 62.

[3] GRANDRY, *Journ. de l'anat. et de la physiol.* 1869. T. VI. p. 390.

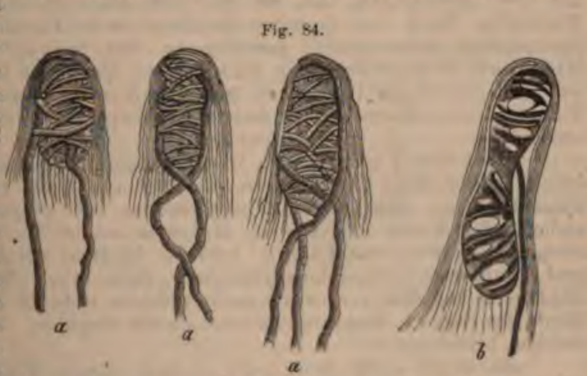
[4] RANVIER, *Cpt. rend.* 1877. T. LXXXV. p. 1020. — A. KEY u. RETZIUS, *Studien in d. Anat. des Nervensyst. u. des Bindegewebes.* 2. Heft. Stockholm 1876. — JZQUIERDO bei WALDEYER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1881. Bd. XVII. p. 367. — KULTSCHIZKY, ebenda. 1883. Bd. XXIII. p. 358.

[5] JOBERT, *Cpt. rend.* 1875. T. LXXX. p. 274.

ſserst schwierig nachweisbar in der Armhaut.[1] Sie liegen nicht in dem
m der Cutis, sondern nehmen einen Teil der Coriumpapille für sich
deren äuſserste Spitzen sie mit ihrem oberen Rande erreichen und
dig ausfüllen. Alle diejenigen Papillen, welche Tastkörperchen
halten, weil eben der Raum dazu fehlt, keine Blutgefäſsschlingen
daher häufig den in der Mehrzahl befindlichen gefäſshaltigen, den
n, als Nervenpapillen gegenübergestellt. Die Gröſse der Tast-
schwankt je nach dem Orte des Vorkommens und dem Alter des
von welchem sie entnommen wurden, in weiten Grenzen. Reduziert
ſsangaben MEISSNERS auf die jetzt gebräuchliche Maſseinheit, so
lie Länge der Tastkörperchen in der *vola manus* der Erwachsenen
) bis 150 bis 180 μ, während ihre Breite 45—56 μ beträgt; auf der
der Finger sind sie dagegen schon merklich kleiner, nur 32—37 μ
gefähr ebenso breit.

en gröſseren Tastkörperchen nimmt man nicht selten 1—2 Ein-
wahr, durch welche sie in 2 bis 3 übereinander liegende Ab-
tockwerke, zerlegt werden (MEISSNER, THIN). In bezug auf den
der Tastkörperchen haben die Meinungen der Histologen lange
tzt darf man wohl behaupten, daſs die ursprüngliche Beschreibung,
rster Entdecker, MEISSNER, von ihnen gegeben hat, im ganzen als
kannt wird. Die abweichenden Ansichten, welche ehemals in betreff
n KOELLIKER, GERLACH, NUHN und ECKER[2] aufgestellt worden sind,
lich einen
historischen
önnen hier
werden. Nur
Beziehung
verbesser-
ittel der
hen Tech-
ritt weiter
Inhalt der
en besteht
EISSNER und
nach ihm
aus einer
olekularen
welche sich
len Nerven-

Fig. 84.



nken, sondern aus gruppenweise über- und nebeneinander
membranlosen Zellen (LANGERHANS, THIN)[3], Tastzellen (MERKEL)[4],
lche sich die markhaltigen Nervenfasern nach Durchbohrung der
sel in gewundenem, unvollkommene Zirkelturen an der Peripherie
bildendem Verlauf hinein begeben, um daselbst an den vorhin er-
ercellulär gelegenen Tastscheiben zu enden. Diese Übereinander-
elliger, übrigens durch Bindegewebssepta voneinander getrennter
dazu noch die zahlreichen Spiraltouren der die Tastkörperchen um-
markhaltigen Nervenfasern führen notwendig dahin, denselben ein
ach gebändertes Ansehen zu erteilen.

EISSNER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut.* Leipzig 1853. — W. KRAUSE, *Anat.*
r 1861. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebel.* 5. Aufl. 1867. p. 106. — KRAUSE, *Handb.*
t. 3. Aufl. 1876. Bd. I. p. 509.
LLIKER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1853. Bd. IV. p. 43; *Handb. d. Gewebel.* 2. Aufl. p. 105;
— NUHN, *Illustr. med. Ztg.* 1852. Bd. II. — J. GERLACH, ebenda; ferner *Handb. d.*
Wien 1853. p. 528, u. *Mikrosk. Stud. a. d. Geb. d. menschl. Morphol.* Erlangen
ECKER, *Icon. physiol.* Text zu Taf. XVII. Fig. 6—8.
ANGERHANS, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1873. Bd. IX. p. 730. — THIN, *Wiener Stzber.*
1873. 3. Abth. Bd. LXVII. p. 130. vgl. d. Abbild.
KEL, a. a. O.

Die Zahl der ein Tastkörperchen versorgenden Nervenfasern ist verschieden grofs und variiert zwischen 1—4, wobei zu bemerken ist, dafs an die mit Einschnürungen versehenen Körperchen regelmäfsig eine mehrfache Zahl von Fasern herantritt (THIN). Folgt man dem Verlauf einer einzelnen Nervenfaser, so sieht man dieselbe sich entweder wie ein Stiel an den untersten Rand des Körperchens ansetzen oder auch mehr weniger hoch, mitunter bis fast zur Spitze, emporsteigen oder sich auch auf eine kleine Strecke spiralig um das Körperchen herumwinden; sind mehrere Nervenfasern vorhanden, so durchbohren dieselben an sehr verschiedenen Stellen die bindegewebige Hülle des Tastkörperchens; immer dringen sie aber thatsächlich in letzteres ein. Innerhalb der Kapsel bleiben sie entweder einfach oder teilen sich, die Äste verlaufen gerade oder gebogen bis zu verschiedenen Höhen in dem Tastkörperchen aufwärts, wo sie dann spitz zu endigen scheinen oder sich dem Blick entziehen. In einzelnen Fällen sieht man deutlich, dafs von dem Punkte aus, an welchem die Faser spitz zu enden scheint, ein Büschel quer zur Achse des Körperchens verlaufender Fasern entspringt und in dasselbe ausstrahlt. Der Anblick einer solchen Stelle erinnert auffallend an das Bild, welches eine sich teilende Nervenfaser darbietet, wobei sich bekanntlich die Mutterfaser beträchtlich einschnürt und auf der zugeschärften, einem RANVIERschen Schnürringe entsprechenden Spitze die Tochterfasern aufsitzen. Alle hier beschriebenen Abschnitte des Nervenverlaufs erweisen sich durch die tiefschwarze Färbung, welche sie nach Behandlung mit Überosmiumsäure (Fig. 84 *b*) annehmen, als myelinhaltig (P. LANGERHANS). Erst die mit den Tastscheiben sich verbindenden Achsencylinderenden entbehren der Markhülle. Nach dem Gesagten sind folglich die Tastkörperchen als in gewisse Hautpapillen eingebettete, geschlossene und mit einer Zellenmasse gefüllte Bläschen zu bezeichnen, in welche ein Teil der Hautnerven eintritt, um sich darin zu verästeln und nach mehr weniger kompliziertem Verlauf an einem besonderen Endapparat, der Tastscheibe, zu enden.

Was das Vorkommen der Tastkörperchen anlangt, so ist dem bereits Mitgeteilten hinzuzufügen, dafs die von ihnen eingenommenen Papillen namentlich an den letzten Fingergliedern oft gruppenweise nebeneinander stehen. Bei Tieren sind sie von MEISSNER in der Hand und in der Fufssohle einiger Affenarten, von LEYDIG[1] auch in der Haut der Amphibien (Kröte, Unke und Laubfrosch) aufgefunden worden. Hinsichtlich ihrer Quantität liegen Zählungen von MEISSNER vor, nach welchen sich für einen Quadratmillimeter Haut des letzten Zeigefingergliedes ca. 74 Papillen, worunter 21 tastkörperhaltige, berechnen.[2]

Es bleibt noch übrig, der andern beiden Endigungsformen sensibler Hautnerven kurz zu gedenken, welche allerdings nicht mehr in der Cutis selbst vorkommen, aber doch wenigstens in nächster Nachbarschaft derselben anzutreffen sind. Was zunächst die sogenannten KRAUSEschen Endkolben[3] anbelangt, so stellen sie ovale oder rundliche Gebilde dar, welche von einer dünnen, kernhaltigen, aus fibrillärem Bindegewebe bestehenden Kapsel umschlossen werden. Letztere wird von einer oder auch von mehreren, dann aber wohl stets durch Teilung aus einer einfachen Faser hervorgegangenen, markhaltigen Nervenröhren durchbohrt und beherbergt einen in der Regel nicht aus zelligen Elementen zusammengesetzten grobkörnigen Inhalt (Innenkolben) (Fig. 85). Präparate, wie das von LONGWORTH gezeichnete (Tab. XLIV, Fig. 6), in

[1] LEYDIG, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1876. Bd. XII. p. 152.

[2] Neuere, mit grofser Sorgfalt ausgeführte Untersuchungen über die Verteilung der Tastkörperchen in der Hand finden sich bei KOLLMANN, *Der Tastapparat der Hand etc.* Hamburg u. Leipzig 1883.

[3] W. KRAUSE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1858. Bd. V. p. 28; *Die terminalen Körperchen d. einfach sensiblen Nerven.* Hannover 1860. p. 112, u. *Anat. Unters.* Hannover 1861. — LONGWORTH, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1875. Bd. XI. p. 653 (mit guter Litteraturübersicht). — AXEL KEY u. G. RETZIUS, *Studien in d. Anat. d. Nervensyst. u. d. Bindegewebes.* Stockholm 1876. 2. Hlfte. 1. Abth. p. 225.

der ganze Kolben aus einer Anzahl enge aneinander gelagerter, er Zellen aufgebaut erscheint, sind jedenfalls als höchst seltene Aus- a betrachten. Die eintretende Nervenfaser umkreist nicht selten die ipherie ihres Endapparates, bildet meist an der Eintrittsstelle sowohl undenen Verlauf als auch infolge mehr- ilungen ein schwer zu entwirrendes k und geht nach Verlust ihrer Mark- ein dichtes Konvolut markloser in- eschlungener Fibrillen über. Bisweilen aus, als ob ein feiner Faden in eine fse birnförmige Anschwellung ausläuft. essen fraglich, ob dieselbe einem wirk- le entspricht, da auch Anschwellungen Art im Inneren des Innenkolbens vor- von denen ein fernerer Abgang feiner zuweisen ist. Zwischen den feinen aus denen die Substanz des Innen- m wesentlichen zusammengesetzt er- iegen unregelmäfsig zerstreut kleine, niumsäure sich tief schwarz färbende wahrscheinlich Reste von Myelin, welche f der terminalen Achsencylinder (Achsen- noch hier und da ankleben. Um das ne Bild der Krauseschen Endkolben zu bedarf man ganz frischer menschlicher Konjunktiven, welche nach de von Longworth 12—16 Stunden in ⅓prozentiger Überosmium- rtet und sodann nach 24stündigem Verweilen in alkoholischer Eosin- l Aufhellung in Nelkenöl in Kanadabalsam eingeschlossen worden sind. leichtesten aufzufinden und bezüglich ihres Baues zu studieren Endkolben in der Conjunctiva bulbi, wo sie an den Nervenfibrillen onjunktivalen Plexus wie Beeren an einem Stiele sitzen. Beim haben sie meist eine rundliche, bei Tieren (Kalb) eine entschieden Gestalt. In der menschlichen Conjunctiva beträgt nach An- W. Krause ihre Länge 32—72 μ, ihre Breite 32—37 μ. Aufser in nctiva findet man diesen Endkolben sehr ähnliche Bildungen chen in der Zunge, im weichen Gaumen, in den Lippen, in der t der *glans penis et clitoridis*, bei manchen Säugetieren eben- len gleichen Orten, bei der Maus auch in der äufseren Haut des and beim Meerschweinchen an der Volarfläche der Zehen. Ob rmigen, resp. ovalen Anschwellungen, welche beim Frosche als en in der Blasenschleimhaut[1], beim Menschen als Nervenenden alschleimhaut[2] beschrieben worden sind, eine vereinfachte Form der darstellen, mufs weiteren Prüfungen überlassen bleiben.

Fig. 85.



letzte Klasse peripherischer Endorgane an sensiblen Nerven, welche sprechen ist, bilden die Pacinischen oder Vaterschen Körperchen.[3] selben, wie es beim Menschen und den Katzenarten regelmäfsig ist, eine Länge von 1—4 mm erreichen, sind sie auch dem ten Auge sichtbar und erscheinen dann als ovale, gestielte Bildungen enförmigem Bau. Unter dem Mikroskop erkennt man (vgl. Fig. 86 a), Wandung der Körperchen aus einer beträchtlichen Anzahl kon-

---

sselew, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1868. p. 337.

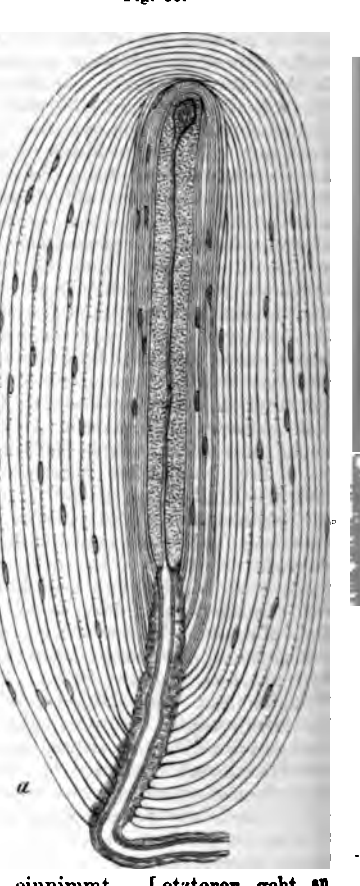
schka, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1868. Bd. V. p. 126. — Lindemann, *Ztschr. f. rat.* 1868. Bd. XXXVI. p. 148. — Boldyrew, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1871. Bd. VII.

ter (s. J. G. Lehmann, *De consensu part. corp. hum.* Vitembergae 1741). — Pacini, *perti nel corpo umano.* Pistoia 1840. — Koelliker u. Henle, *Üb. d. Pacinischen Menschen u. d. Thiere.* Zürich 1844.

10*

zentrisch ineinander geschachtelter, durch helle Zwischenräume, **Interlamellarräume**, voneinander getrennter **membranöser Kapseln**, welche einen länglichen, ovalen Achsenraum, den **Innenkolben**, umgeben, zusammengesetzt ist. Jede Kapsel besteht aus einer einfachen Lage regelmäſsig 5—6eckig gestalteter Zellplatten, welche nach Art eines Pflasterepithels aneinander gereiht und durch eine mit Höllensteinlösungen schwarz zu färbende Kittsubstanz untereinander verklebt sind.[1] Die rundlichen, münzenförmigen Kerne dieser Zellen liegen sämtlich von einem kleinen Reste feinkörnigem Protoplasma umkleidet auf der konkaven Seite der Kapsel, dem Interlamellarraume zugewandt, wo sie bei mikroskopischer Betrachtung des unversehrten Körperchens besonders nach Behandlung desselben mit Essigsäure, besser noch mit konzentrierter Oxalsäure, im optischen Durchschnitt als lokale elliptische Verdickungen der Kapselwand deutlich hervortreten. Die Interlamellarräume sind von einer alkalisch reagierenden Flüssigkeit erfüllt und von feinen Fibrillen durchzogen, welche sämtlich ringförmig zur Achse der Körperchen verlaufen und denselben ein quergefasertes Aussehen verleihen. Zellplatten und Fibrillen der Kapseln gleichen in ihrem morphologischen und mikrochemischen Verhalten vollkommen den gleichbenannten Formelementen des fibrillären Bindegebes. Man pflegt daher das Kapselsystem der VATERschen Körperchen als ein bindegewebiges Produkt zu bezeichnen, in welchem die Bindegewebszellen enge aneinander gereiht, die Saftkanäle durch die Interlamellarräume, die faserige Grundsubstanz durch die erwähnten quer verlaufenden Fibrillen repräsentiert sind. Der **Stiel** des Körperchens besteht aus einer in der Achse verlaufenden, markhaltigen Nervenfaser und mehrfachen dieselbe lamellös umhüllenden Bindegewebsscheiden, deren unmittelbare Fortsetzung die Kapseln sind, und in welchen spärliche Blutkapillaren eingebettet liegen. Der Innenkolben erscheint als ein homogener trüber Strang, dessen Achse ein blasser, von parallelen Konturen begrenzter Faden einnimmt. Letzterer geht an dem einen Pole des Innenkolbens kontinuierlich in die markhaltige Nervenfaser über; an dem andren Pole desselben endigt er entweder direkt oder auch nach vorangegangener Spaltung in zwei, mitunter mehrere Ästchen mit einer, beziehungsweise mehreren knopfförmigen Anschwellungen. Über die Deutung dieser Elemente des Zentralraums schwebt noch eine Diskussion. Den zarten Achsenstreifen des Innenkolbens erklären fast alle Beobachter für die Fortsetzung der Nervenfaser des Stiels, die meisten als Fortsetzung

Fig. 86.



[1] HOYER. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 213. — P. O. MICHELSON, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1869. B. V. p. 145. u. *Zur Histologie der Vater-Pacinischen Körperchen.* Dissert. inaug. Königsberg 1868.

acylinders; KOELLIKER dagegen und einige andre[1] sind der
lafs er die Fortsetzung der ganzen markhaltigen Nervenfaser
möglicherweise auch Mark und Primitivscheide führe, und
t gar den gesamten Innenkolben als verbreiterte Verlängerung des
iders allein auf, während er den zentralen Streifen in ihm für einen
irt. KOELLIKER und die Mehrzahl der Histologen halten ferner die
es Innenkolbens für eine Art Bindegewebe; ENGELMANN hat dagegen
ich zu machen gesucht, dafs sie eine Fortsetzung des Markes der das
versorgenden Nervenfaser sei[2]. Wenn sich die Anschauungen
d ENGELMANNS nun zwar auch in der angegebenen Form nicht halten
mufs auf der andren Seite zugegeben werden, dafs die von
vertretene Ansicht zum mindesten eines positiven Beweises entbehrt.
das in Fig. 86 b gezeichnete, welches einem PACINIschen Körperchen
hnabelhaut der Ente angehört, bisweilen aber auch in ähnlicher
den PACINIschen Körperchen der Katze erhalten werden kann,
uf hin, dafs der Innenkolben ein aus zelligen,
Gebilden zusammengesetztes Organ eigner
t. Was den Achsenfaden des Innenkolbens
so kann an die von LEYDIG gegebene
sselben wohl kaum ernstlich gedacht werden.
kann noch Gegenstand des Zweifels sein, ob
m einen blofsen Achsencylinder oder eine
Nervenfaser vor sich habe. Obschon nun
geleugnet werden soll, dafs in einigen
streckenweise Umhüllung des fraglichen Ge-
Myelin thatsächlich gesehen worden ist, so
seits doch auch mit Entschiedenheit betont
afs eine solche in der überwiegenden Mehr-
ille ohne Frage fehlt. Es wird daher wohl
bliches dagegen eingewandt werden können,
aus den vorliegenden Daten den Schlufs
der Achsenfaden des Innenkolbens der Regel
dem Achsencylinder der zutretenden mark-
rvenfaser entspricht. Im ganzen läfst sich
sche Körperchen folglich als ein aus konzentrisch geschichteten
ebildetes Bläschen schildern, dessen Achsenraum von einer ver-
is besonders gearteten Zellen hervorgegangenen Füllmasse ein-
und zentral von einer knopfförmig endigenden Nervenfaser (meist
der) durchzogen wird. Den Tastkörperchen vergleichbar durch die
welche den hier verschmolzenen Tastzellen, und das kolbige Achsen-
e, welches der Tastscheibe homolog zu setzen wäre, unterscheidet
e von ihnen nur durch die gröfsere Zahl der bindegewebigen Kapseln
ringere Komplikation der Nervenverästelung. Schliefslich mag noch
rden, dafs bei der irgendwie, sei es pathologischen oder experimentell
ennung der die Tast- oder die PACINIschen Körperchen versorgenden
vom Zentrum immer nur die als solche erkennbaren direkten Fort-
ler letzteren im Binnenraume des Endapparats fettig degenerieren,
der übrige Inhalt desselben (G. MEISSNER, W. KRAUSE, RAUBER,

Fig. 86.



---

[1] LLIKER, *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1854. Bd. V. p. 118. — RAUBER, *Unters. üb. d. Vor- Bedeut. d. Vaterschen Körperchen.* München 1867. — AXEL KEY u. RETZIUS, *Arch. f.* 1873. Bd. IX. p. 370.

[2] KOELLIKER, *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1854. Bd. V. p. 118 u. *Handb. d. Gewebel.* 5. Aufl. p. 109. — KEFERSTEIN, *Nachr. v. d. G.-A.-Universität z. Göttingen.* 1858. No. 8. p. 85. — r. *f. wiss. Zoologie.* 1854. Bd. V. p. 75, *Lehrb. d. Histologie.* Leipzig 1857. p. 193; *Arch. f.* 1868. Bd. IV. p. 195. — TH. W. ENGELMANN, *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1863. 75. — JACUBOWITSCH, *Cpt. rend.* 1860. T. L. p. 859. — CIACCIO, *Ctrbl. f. d. med.* 401.

P. MICHELSON[1]. Es wäre zu untersuchen, ob sich das Gleiche auch für die Zwillings- und Drillingstastzellen MERKELS im Entenschnabel konstatieren liefse.

Beim Menschen findet man die PACINIschen Körperchen in grofser Anzahl an den Hautnerven der Handvola und der Fufssohle, und zwar vor dem Eintritt der letzteren in die eigentliche Cutis im Unterhautzellgewebe. Aufserdem trifft man sie, wenn auch spärlicher, in den Hautnerven andrer Körperteile an, z. B. des Armes, des Halses, der Brustdrüse, der *glans penis*, nach HYRTL ferner in der Bahn des *n. infraorbitalis*, endlich, wie RAUBER[2] namentlich nachwies, ganz allgemein im Verlaufe derjenigen Nerven, welche über Gelenkbänder, Fascien und Periost hinwegziehen. Im Tierreiche ist namentlich das Nervensystem der Vögel reich versehen mit PACINIschen Körperchen, dann aber auch dasjenige der Katzen, bei welchen sie unter andern frei im Mesenterium vorkommen und wegen dieser günstigen Lage einen besonders bequemen Angriffspunkt für mikroskopische Untersuchungen darbieten.

§ 88.

Die beiden Empfindungsqualitäten, welche die Tastnerven als solche zum Bewufstsein bringen, sind, wie erwähnt, Druck- und Temperaturempfindung; die Wahrnehmung des Ortes, an welchem die Nervenenden in der Peripherie erregt sind, bildet keine besondere, den beiden genannten koordinierte dritte Empfindungsqualität, es ist nur eine Eigenschaft jeder Tastempfindung, gleichviel, ob sie die spezifische Qualität der Druck- oder Temperaturempfindung hat, dafs sie die Vorstellung von dem gedrückten oder erwärmten Hautteil erweckt. Wir müssen daher wohl mit E. H. WEBER den Raumsinn, Drucksinn und Temperatursinn als drei Vermögen des Tastsinnes unterscheiden, dürfen aber von einer unmittelbaren Ortsempfindung ebensowenig reden, als von der Empfindung eines Objektes. Dafs diese drei Vermögen nur dem Tastsinne zukommen, dafs nur die mit nervösen Tastorganen versehene Cutis und die auf gleiche Weise ausgerüstete Mundhöhlenschleimhaut imstande sind, die Empfindungen des Druckes, der Wärme oder Kälte zu verschaffen, ebenso wie nur das Auge die Empfindung des Lichtes vermitteln kann, hat zuerst E. H. WEBER, wie schon oben angedeutet, durch schlagende Versuche erwiesen und damit eine strenge Grenze zwischen Tastsinn und Gemeingefühl gezogen. Ist an einem Teile des Körpers die äufsere Haut mit ihren Tastorganen zerstört, durch Verbrennung z. B., so erzeugt zwar eine leise Berührung der Wundfläche schon Schmerz, aber nicht Druckempfindung, ein kalter Körper wird nicht als kalt, ein warmer nicht als warm empfunden. Die Temperatur einer Speise empfinden wir deutlich durch die Tastnerven der Lippen, der Zunge, des Gaumens; aber wenn dieselbe in die Speiseröhre und in den Magen übergegangen ist, hört die Empfindung auf, oder es entsteht nur ein Schmerzgefühl, wenn die Speise so heifs war,

[1] G. MEISSNER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut.* Leipzig 1853. p. 17. — W. KRAUSE, *Die terminalen Körperchen d. einfach sensiblen Nerven.* Hannover 1860. — RAUBER, *Unters. üb. d. Vorkommen u. d. Bedeut. d. Vaterschen Körperchen.* München 1867. — P. MICHELSON, a. a. O.

[2] RAUBER, a. a. O. u. *Vatersche Körper der Bänder- u. Periostnerven.* Neustadt a/H. 1865.

aſs sie auch bei Berührung mit den Tastorganen Schmerz statt Värmegefühl hervorruft. Ebenso macht Weber darauf aufmerksam, aſs bei Einführung eines kalten Eisenstäbchens in die Nasenhöhle ur am Eingange und am Boden derselben Druck und Kälte, in den öheren Regionen dagegen nur das Gemeingefühl des Kitzels oder Schmerzes empfunden wird.[1]

Es fragt sich nun vor allem, wie diese Erfahrungen physiologisch u verstehen sind. Haben wir aus ihnen zu entnehmen, daſs derenige nervöse Apparat, welcher in uns das Gemeingefühl des Schmerzes erweckt, allerorts, also auch in der oberen Haut, von demjenigen verschieden ist, welcher die Tastempfindungen vermittelt, und ist auch hinsichtlich der letzteren vielleicht eine anatomische Sonderung zwischen den Druck- und Wärmegefühl verursachenden Nerven vorauszusetzen? Oder dürfen wir der Vorstellung Raum geben, daſs ein und derselbe nervöse Apparat sämtliche genannten Gefühlsqualitäten zu produzieren vermag, falls seine Enden nur erregbar genug sind, um nicht nur durch relativ starke Reize, welche unbedingt Schmerzempfindung hervorrufen, sondern auch durch die schwächeren Druck- und Wärmeeinwirkungen zur Thätigkeit veranlaſst zu werden? Im ersten Falle wäre die qualitative Differenz der hier in Betracht gezogenen Gefühlseindrücke durch eine qualitative Differenz des empfindungerzeugenden Apparates bedingt; Druck-, Temperatur- und Schmerzgefühl hätten ebensowenig etwas miteinander gemein, wie Licht- und Schallempfindung. Im zweiten Falle würde dagegen die Verschiedenartigkeit jener Gefühlseindrücke auf bloſsen Thätigkeitsmodifikationen eines und desselben nervösen Apparats beruhen, und ihre Zusammengehörigkeit, welche bisher nur auf einem subjektiven Urteile und dem rein äuſserlichen Umstande basiert war, daſs man der Bequemlichkeit des Ausdrucks halber die gesamte Haut, auf welcher von jedem Punkte aus sowohl Druck- als auch Wärme- und Schmerzempfindungen ausgelöst werden können, als ein Tastorgan bezeichnete, wäre damit direkt erwiesen. Der Weg, zwischen beiden Möglichkeiten zu entscheiden, ergibt sich aus den Forderungen, von welchen wir bereits früher erkannten, daſs sie bei der Anlage eines Sinnesorgans im allgemeinen erfüllt sein muſsten, wenn dasselbe korrekt funktionieren soll, und welche in der Existenz eines nur zur Aufnahme bestimmter Reizursachen eingerichteten Vorbaues an der Peripherie, eines mit spezifischer Energie begabten Zentralorgans (s. o. p. 124) und eines beide verbindenden Leitstranges, der Nervenfaser, bestanden. Ganz zweifellos würde also eine qualitative Differenz zwischen Wärme-, Druck- und Schmerzempfindung dargethan sein, wenn es gelänge, den verschiedenen Empfindungskategorien an Zahl entsprechende Nervenapparate von der angegebenen Einrichtung nachzuweisen. Den gewünschten Einblick in den wirklichen Sach-

[1] E. H. Weber, a. a. O. p. 513.

verhalt können wir also zu erlangen hoffen, wenn es gelingt, mit Hilfe der Histologie festzustellen, ob z. B. in der Cutis nervöse Endapparate vorhanden sind, deren Bau eine bestimmte physiologische Bedeutung erschliefsen läfst, und wieviel verschiedene Formen derselben existieren. Physiologischerseits mufs sodann noch untersucht werden, ob die Reizursachen, welche von den Hautbedeckungen aus Gefühle bestimmter Art hervorrufen, den Rang adäquater Reize besitzen, d. h., ob sie eben nur durch Vermittelung der Endvorrichtungen und nicht auch bei direkter Applikation auf die von letzteren ausgehenden Nervenfasern die Entstehung der fraglichen Empfindungsqualität veranlassen, und endlich, ob die direkte Erregung der End- und Zentralorgan verbindenden Nervenfaser durch allgemeine Nervenreize ebenfalls Gefühlsempfindungen von gleicher Qualität auszulösen vermag, was das Vorhandensein eines in spezifischer Weise reagierenden Zentralorgans aufser Zweifel setzen würde.

Die Ergebnisse, welche wir der histologischen Forschung verdanken, haben wir soeben kennen gelernt. Soweit unser Wissen reicht, sind in der eigentlichen Cutis, auf die es hier allein ankommt, nur zwei verschiedene Arten der Nervenendigung vorhanden, die freie Endigung und diejenige in Zellen. Nur eine derselben, und zwar die zuletzt genannte, gestattet den Schlufs, dafs sie den Zweck habe, bestimmte physikalische Bewegungsformen in Nervenreiz umzuwandeln, wobei die gröfsere oder geringere Zahl ihrer konstituierenden Elemente lediglich den Grad ihrer Reizempfänglichkeit bestimmt. Weitergehende Folgerungen lassen sich jedoch leider aus dem Bau der in ihr Bereich fallenden Tastzellen, Tastkörperchen, Endkolben und PACINIschen Körperchen nicht ziehen, namentlich ist absolut nichts Sicheres darüber auszusagen, welchen physikalischen Bewegungsformen sie wohl vorzugsweise adaptiert sein möchten. KRAUSE[1] hat allerdings für die PACINIschen Körperchen den Versuch gemacht, aus einer direkten Analyse ihrer anatomischen Verhältnisse den Beweis zu führen, dafs sie „äufsere mechanische Einwirkungen in einen nach dem Innern des Körperchens hin successive wachsenden Druck umsetzen"; allein wir müssen mit vielen andern bekennen, dafs uns sein Unternehmen vom physikalischen Gesichtspunkte aus zu wenig gesichert erscheint, um schon jetzt als unbedingt geglückt bezeichnet werden zu können. Was die freie Nervenendigung in der Cutis betrifft, so ist kaum zu bezweifeln, dafs sie von allgemeinen Nervenreizen aller Art erregt werden mufs. So karg diese Ergebnisse scheinen mögen, einige Fingerzeige zum tieferen Eindringen in das uns beschäftigende Problem enthalten sie dennoch. Nicht nur weisen sie darauf hin, dafs die Bedingungen zur Auslösung von mehr als zwei qualitativ verschiedenen Empfindungen mindestens nicht in dem Nervenapparat der Oberhaut vorbereitet sind, insofern diese eben

[1] W. KRAUSE, *Ztschr. f. rat. Med.* 1863. III. R. Bd. XVII. p. 278.

nur über zwei anatomisch verschiedene Arten der Nervenendigung verfügt, sondern sie geben uns auch eine ganz bestimmte Fragestellung an die Hand, insofern in ihnen die Aufforderung liegt, vorerst zu entscheiden, ob gewisse physikalische Bewegungsformen, welche unsre Epidermis treffen, nicht vielleicht von der Reihe der allgemeinen Nervenreize auszuschliefsen sind, obwohl sie den empfindungerzeugenden Vorgang konstant auszulösen vermögen. Finden sich solche, so würden wir kaum fehl gehen, wenn wir gerade sie als diejenigen Impulse ansprächen, zu deren Empfang und Verarbeitung die komplizierter gebauten Endorgane der Oberhaut, insbesondere die Tastzellen und Tastkörperchen, dienten. — Auf den ersten Blick freilich scheint Bemühungen nach der angegebenen Richtung hin wenig oder gar keine Aussicht auf Erfolg eröffnet werden zu können. Denn es ist bekannt, dafs die mechanischen und thermischen Einflüsse, denen unsre Körperoberfläche der Regel nach allein ausgesetzt ist, und über welche unserm Bewufstsein stets Kunde zugeht, zu den allgemeinen Nervenreizen gehören. Nichtsdestoweniger läfst sich jedoch gerade in bezug auf die erwähnten Einwirkungen darthun, dafs sie unter Umständen und zwar unter solchen, welche hier allein in Betracht zu ziehen sind, die Bedeutung allgemeiner Nervenreize nicht besitzen. Offenbar dürfen sie den letzteren nämlich nicht mehr zugerechnet werden, wenn sie sich in Intensitätsgraden bewegen, welche zwar noch durch Vermittelung der Endausbreitung unsrer Hautnerven als Temperatur- und Druckempfindung zur Wahrnehmung gelangen, die Fasern eines Nervenstammes hingegen bei direkter Applikation nicht mehr in den erregten Zustand überzuführen vermögen. Nachweislich gilt dies aber in vollem Mafse für alle jene Temperatur- und Druckschwankungen, welche in uns die Empfindungen der Wärme, der Kälte und des Druckes erwecken. Erst wenn jene Reizursachen so stark gewählt werden, dafs sie schmerzhaft empfunden werden, dann erst sind sie nach den Erfahrungen der allgemeinen Nervenphysiologie auch imstande die Nerven selbst in Thätigkeit zu versetzen. Ganz im Einklange damit steht, dafs die feinen, bei jeder leisen Berührung schmerzhaft reagierenden Nervengeflechte unsrer Conjunctiva, wenn diese zarten Membranen mit abgekühlten Metallstäbchen oder selbst mit der stumpfen Spitze eines kleinen Eissplitters berührt werden, kein Gefühl örtlicher Temperaturabnahme in uns wachrufen, ein Gefühl, welches unmittelbar in uns entsteht, sobald wir den Cutisüberzug der benachbarten Lidränder einer gleichen Behandlung unterwerfen, und dafs die erwähnten Körperteile ebensowenig eine leichte Kompression als Druckgefühl zur Wahrnehmung bringen. In Übereinstimmung damit befinden sich ferner die bereits öfters citierten Beobachtungen E. H. Webers, welche die Unfähigkeit unsrer Darmschleimhaut, Druck und Temperaturempfindungen zu vermitteln, beweisen. An allen hier angeführten Orten läuft mindestens

die überwiegende Mehrzahl der Nerven in freie Spitzen zwischen den die Oberfläche bekleidenden Epithelzellen aus, ohne mit Apparaten von eigenartigem Bau in Verbindung zu treten. Wo die Zahl der nervösen Endpunkte relativ sparsam ist, wie auf der Darmschleimhaut, werden in engeren Grenzen eingeschlossene Druck- und Temperaturschwankungen gar nicht zum Bewufstsein gebracht; wo solche Endpunkte massenhaft beieinander liegen, wie in der Cornea, und die in vielen von ihnen gleichzeitig hervorgerufenen schwachen Erregungen zentripetal fortgeleitet eine Summierung im psychischen Zentralorgan erfahren, veranlassen die gleichen schwachen Reizungen hingegen eine Schmerzempfindung. Um deutliche Druck- und Temperaturgefühle zu vermitteln, bedarf es aber stets besonderer Vorrichtungen, und als solche können in der Cutis, welcher dieses Vermögen in hohem Grade eigen ist, einzig und allein die Tastzellen und Tastkörperchen gelten, wobei stillschweigend die allerdings noch nicht direkt erwiesene Annahme gemacht wird, dafs mindestens den ersteren ein weiter über die ganze Cutis sich erstreckender Verbreitungsbezirk zukommt. Die freien, keineswegs so zahlreich wie in der Cornea vertretenen Nervenenden unsrer Oberhaut werden von schwachen Druck- und Temperaturschwankungen ebenso wenig tangiert, wie diejenigen vieler Schleimhäute und wie ein beliebiger Nervenstamm; die mechanischen und thermischen Einwirkungen, denen sie unaufhörlich unterworfen sind, müssen erst relativ hohe Intensitätsgrade erreichen, ehe ihre Thätigkeit beginnt. Ist dieser Fall aber eingetreten, so läfst sich nicht bezweifeln, dafs das psychische Resultat ihrer Erregung demjenigen unähnlich sein wird, welches die übrigen komplizierter gebauten Endorgane zu produzieren vermögen, und dafs es die Form einer Schmerzempfindung annehmen wird, analog derjenigen, welche die freien Nervenendigungen der Cornea und gewisser Schleimhäute vermitteln.

Die Erwägung der bekannten, die sensible Nervenendigung betreffenden histologischen Daten hat uns demnach dahin geführt, für jene beiden Empfindungsqualitäten, welche wir früher unter dem Begriff der Tastempfindungen zusammengefafst haben, besonders geartete peripherische Endorgane in Anspruch zu nehmen und dem Gemeingefühl des Schmerzes einen getrennten Entstehungsort in einem anders beschaffenen nervösen Endapparat anzuweisen. Es bleibt zu prüfen, ob sich diese Gruppierung auch noch anderweitig begründen läfst. Wie ersichtlich wird der gewünschte Aufschlufs nicht mehr von seiten der Histologie, deren Errungenschaften von uns bereits vollkommen ausgenutzt worden sind, erfolgen, sondern steht von seiten der Physiologie zu erwarten. Dem physiologischen Experiment kommt es jetzt zu, die eben entwickelten Anschauungen ihres hypothetischen Charakters zu entkleiden und darzuthun, erstens, dafs die das Schmerzgefühl vermittelnden Nervenfasern gesondert von den die Tastempfindungen hervorrufenden ver-

laufen, zweitens aber auch darüber Klarheit zu bringen, ob Druck- und Wärmegefühl als bloſse Modifikationen einer und derselben Empfindungsqualität aus einem und demselben Endapparate infolge einfacher Reizmodifikationen entspringen, oder ob beide Gefühlsarten auf verschiedenen Empfindungsqualitäten beruhen, mithin ungeachtet des Mangels einer histologischen Stütze, in Gemäſsheit jedoch mit dem Gesetze der spezifischen Sinnesenergien verschiedenartige, sei es zentrale oder periphere, Endapparate zur Voraussetzung haben. Hinsichtlich des ersten Punktes verweisen wir auf einen späteren Abschnitt dieses Werkes, wo einige Experimente von SCHIFF, aus welchen hervorgeht, daſs bei Tieren nach Durchschneidung gewisser Rückenmarksteile das Schmerzgefühl in allen hinter dem Schnitt gelegenen Körperregionen erlöschen kann, während leichte Berührungen der gegen die heftigsten Eingriffe unempfänglich gewordenen Körperteile deutlich wahrgenommen werden, eingehendere Berücksichtigung finden sollen. Hier mag noch gewisser Angaben gedacht werden, aus welchen hervorgeht, daſs auch die Hautsensibilität des Menschen unter Umständen Gelegenheit zu ähnlichen Wahrnehmungen gibt. Die auffällige Erscheinung, bei völlig erhaltenem Tastgefühl gegen Eindrücke schmerzhafter Natur unempfänglich zu sein, die sogenannte Analgesie, kann während jeder nicht allzu tiefen Chloroformnarkose beobachtet werden. In der Regel äuſsern sich in solchen Fällen die operierten Kranken dahin, daſs sie während der ganzen Operation wohl die Berührung ihrer Haut mit dem schneidenden Instrument und den Druck desselben gefühlt hätten, aber frei von Schmerzempfindungen geblieben wären. Diese Thatsache dürfte im Zusammenhang mit den von SCHIFF mitgeteilten Experimenten hinreichende Bürgschaft dafür gewähren, daſs einerseits der Schmerz, anderseits das Druck- und Wärmegefühl als durchaus differente und in gesonderten Nervenapparaten zur Entwickelung gelangende Empfindungsqualitäten angesehen werden müssen.

Bezüglich des zweiten Punktes fällt die Entscheidung viel schwerer. Denn hier gilt es wohlbegründete Thatsachen gegeneinander abzuwägen, von denen einige identische Endapparate für die Vermittelung der Wärme- und Druckempfindungen zu fordern scheinen, einige wiederum differente. Mehrfach bestätigte Versuche haben gelehrt, daſs Erwärmung von Gewichten eine Abschwächung der von denselben erzeugten Druckempfindung, Abkühlung umgekehrt eine Steigerung bewirkt.[1] Druck- und Wärmeempfindungen können also gewissermaſsen untereinander interferieren, was eindringlich für ein örtliches Zusammenfallen der sie bedingenden Erregungsvorgänge spricht. Als ein fernerer Beweis für die groſse physiologische und folglich auch histologische Übereinstimmung der fraglichen Endapparate kann angeführt werden, daſs schwache mechanische Haut-

[1] E. H. WEBER, a. a. O. — SZABADFÖLDI, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1865. Bd. IX. p. 621.

reizungen unter Umständen Wärmeempfindungen auslösen [1], und umgekehrt thermische Hautreize in gewissen Fällen einer Verwechselung mit Druckempfindungen unterliegen.[2] Dem gegenüber sind nun aber auch Erfahrungen zu verzeichnen, welche zu gerade entgegengesetzten Schlufsfolgerungen Anlafs gegeben haben. Hierhin gehört namentlich der Nachweis örtlich getrennter thermischer Punkte, und zwar von Kältepunkten, welche bei Wärmeentziehung Kälteempfindungen, sowie von Wärmepunkten, welche bei Wärmezufuhr Wärmeempfindungen verursachen, und ferner der Nachweis thermo-anästethischer Hautbezirke, in deren Bereich Unempfindlichkeit gegen thermische Reize bei erhaltener Druckempfindlichkeit besteht.[3]

Von experimentellen Belegen für die obigen allgemeinen Sätze heben wir namentlich folgende hervor. Legt man einem Unbefangenen bei geschlossenen Augen einen kalten Thaler auf die Stirn und dann auf dieselbe Stelle zwei erwärmte Thaler übereinander, so wird er das Gewicht des ersteren für ebenso grofs oder für gröfser als das der beiden letzteren halten. Die Empfindung der Kälte hat also hier die Druckempfindung verstärkt, die der Wärme hat sie vermindert. Der umgekehrte Fall tritt nach SZABADFÖLDI ein, wenn Versuche der beschriebenen Art bei relativ hohen Temperaturgraden angestellt werden. Vergleicht man die Gewichte zweier Holzscheiben von verschiedenem Umfang untereinander, nachdem man die kleinere auf 50 und mehr Grade CELSIUS erwärmt hat, so wird diese stets schwerer taxiert als die gröfsere nicht erhitzte. Hier haben sich also die Empfindungen der gesteigerten Wärme und des Druckes im Gegensatz zu dem früheren Experiment summiert. — Verwechselungen beider Empfindungskategorien untereinander finden am leichtesten statt, wenn man die von WUNDERLI gewählten Versuchsbedingungen herstellt. WUNDERLI bedeckte bei unbefangenen Personen, deren Augen verbunden waren, verschiedene Hautflächen verschiedener Körperregionen mit einem Papierblättchen, welches in der Mitte durchlöchert war, und berührte entweder den unbedeckt gebliebenen zentralen Hautabschnitt mit Baumwolle oder näherte demselben ein erwärmtes Metallstäbchen. Die Personen mufsten, während er mit beiden Reizungsarten beliebig abwechselte, jedesmal angeben, ob sie eine Berührungs- oder eine Temperaturempfindung hatten. Es ergab sich, dafs, wenn die Versuche an der Haut der Handvola oder des Gesichts angestellt wurden, nie eine Täuschung vorkam, nie auf Anwendung des Wärmereizes ein Berührungsgefühl und umgekehrt angegeben wurde, dafs dagegen bereits bei Versuchen am Handrücken, der Streckseite des Vorderarms u. s. w. zuweilen Verwechselung eintrat, sehr häufig aber bei Versuchen an der Haut des Rückens.

Ausnehmend einfach ist das Verfahren zur Ermittelung der Wärme- und Kältepunkte. Man hat dazu hohle Messingcylinder in Vorschlag gebracht, welche an dem einen Ende in eine kurze, gut geglättete Spitze auslaufen, an dem andren mit einem Pfropfenverschlufs versehen sind, und je nach Bedarf mit heifsem Wasser, mit Eisstücken angefüllt, eine schnelle und leichte topographische Aufnahme des Temperatursinns gestatten. Diese „Kälte- resp. Wärmereizer", wie sie der Kürze halber genannt worden sind, werden an einem um die Cylinderseite herumgelegten Gummiring gehalten und mit leichtem Tupfen über die verschiedenen Hautregionen hinweggeführt.

---

[1] GOLDSCHEIDER, *Monatshefte f. prakt. Dermatol.* 1884. Bd. III. p. 198, 225.

[2] WUNDERLI, MOLESCHOTTs *Unters. z. Naturl.* 1860. Bd. VII. p. 393, u. bei A. FICK. *Lehrb. d. Anat. u. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane.* Lahr 1864. p. 29.

[3] BLIX, *Experim. Beitr. z. Lösung d. Frage über d. spezifische Energie der Hautnerven. Upsala läkareförен förhandl.* 1883. Bd. XVIII. 2. p. 87. ref. in SCHMIDTs *Jahrb.* 1883. Bd. CLXLVII. 7. — GOLDSCHEIDER, a. a. O. u. *Die Lehre v. d. spezif. Energien der Sinnesnerven.* Berlin 1881.

Wir haben soeben erfahren, zu welchen divergierenden Anschauungen die experimentellen Ermittelungen geführt haben, und man könnte hiernach fast zweifeln, ob zur Zeit sich überhaupt ein Gesichtspunkt gewinnen lassen möchte, welchem sich alle jene widerspruchsvollen Thatsachen zwanglos unterordneten. Dennoch existiert eine solche Möglichkeit, wenn man nämlich die Hypothese aufstellt, dafs den einzelnen Tastnerven zwar gleichartig angelegte periphere, aber ungleichartig angelegte zentrale Enden zukommen. Unter dieser Voraussetzung wird erklärlich sowohl jene erste Kategorie von Beobachtungen, aus welchen die qualitative Identität von Wärme- und Druckempfindung erschlossen, als auch die zweite, deretwegen sie geleugnet wurde. Bei gleichbeschaffenen peripheren Endapparaten, welche für thermische und für mechanische Reize gleich gut erregbar wären, denen jedoch zentrale mit verschiedenen spezifischen Energien begabte Endapparate entsprächen, könnten die erwähnten Interferenzerscheinungen der Wärme- und Druckempfindungen, die Auslösung von thermischen Empfindungen durch mechanische Reize und von Druckempfindungen durch thermische Reize ohne inneren Widerspruch neben einer scharfen örtlichen Unterscheidung punktförmiger thermischer Erregungen bestehen. Indessen wird diesem Erklärungsversuch solange nur ein bedingter Wert beizumessen sein, als die Entdeckung neuer bisher unbekannter Nervenendapparate in der Cutis noch im Bereiche des Möglichen liegt. Angezeigt ist derselbe, weil gegenwärtig statt der erwarteten vier Arten von Hautnervenendigungen nur zwei aufgefunden worden sind, und weil nach Entdeckung der thermischen Empfindungspunkte auch der Gedanke aufgegeben werden mufs, Druck- und Wärmegefühl als Modifikationen einer und derselben Sinnesqualität darzustellen. Es kommen mithin auch alle jene Versuche in Fortfall, welche die qualitative Differenz dieser beiden Gefühlskategorien auf Modifikationen von Reizwirkungen, namentlich auf Verschiedenheiten in der räumlichen Ausbreitung der letzteren zurückführen wollten. Die Unterscheidung zwischen thermischen und mechanischen Erregungen, wie sie unser Bewufstsein macht, ist nicht länger aus der Annahme differenter, hypothetischer Lokalzeichen zu erklären, mit welchen die räumlich eventuell ungleichartig verteilten Erregungsvorgänge an der Peripherie versehen werden, und mit denen beladen sie gleichsam vor das Forum des Bewufstseins treten, sondern die Unterscheidung erfolgt unstreitig nach dem Gesetze der spezifischen Energien, welches forfan mit aller Strenge in der einen oder andren Form auch für die Sinnesnerven der Haut durchzuführen sein wird.

Eine wie grofse Beweiskraft für die Existenz besonderer, allein die Temperaturempfindung vermittelnder Nervenfasern klinische Beobachtungen haben könnten, durch welche entweder gänzlicher Mangel des Temperatursinns bei erhaltenem Drucksinn, oder umgekehrt fehlender Drucksinn bei vorhandenem

Temperatursinn sicher konstatiert wäre, bedarf keiner Auseinandersetzun
Solche Krankheitsfälle sind nun zwar auch beschrieben worden[1], lassen aber
Evidenz zu wünschen übrig.

Einen letzten Entscheidungsgrund für die Frage nach der Za
der von den Hautnerven im Zentralorgan ausgelösten spezifische
Energien bieten, wie früher erörtert (p. 152), schliefslich die psychische
Folgen einer direkten Reizung der Nervenstämme. Gewöhnlic
wird in bezug hierauf gelehrt, dafs das einzige Resultat Schmer
empfindungen seien. Indessen hat schon FICK[2] auf die Ungenaui
keit dieses fast zum Axiom gewordenen Satzes aufmerksam gemach
Thatsächlich steht fest, dafs mechanische Reizungen eines se
siblen Hautnerven, z. B. ein Stofs gegen den *n. ulnaris* am Elle
bogengelenk, wie ihn fast jedermann zufällig einmal erleidet, le
hafte Prickelempfindungen in den von jenen Nerven versorgte
peripheren Hautpartien auslöst, Empfindungen, deren nahe Verwand
schaft mit Berührungsempfindungen kaum in Abrede zu stellen se
dürfte. Aufserdem ist bekannt, dafs entzündliche Prozesse i
Rückenmark, welche notwendig mit Reizungen der durchtretende
Nervenfasern verknüpft sein müssen, zur Entstehung lebhafter Druc
empfindungen Anlafs geben. Das lästige Gefühl eines bestimm
Rumpfabschnitte umfassenden und zusammenschnürenden Ringes i
bei vielen solcher Rückenmarkskranken regelmäfsiger Gegenstand d
Klage. Hiermit ist aber erwiesen, dafs Zentralorgane existiere
müssen, welche die irgendwie erzeugten Thätigkeitszustände ihr
zuführenden Nerven in spezifischer Weise zu einer Berührungs- od
Druckempfindung umgestalten. Ebenso ist das frühere Vorurteil auc
hinsichtlich der Temperaturempfindungen zum Schwinden gebrach
seit der Versuch gelang[3], durch Reizung von oberflächlich gelegene
Hautnervenstämmchen charakteristische, im Bewufstsein auf de
peripheren Verbreitungsbezirk bezogene Temperaturempfindunge
hervorzurufen. Das Auftreten endlich von Schmerzempfindunge
bei Reizung von Hautnervenstämmen, von welchen wir oben erfahre
haben, dafs sie wahrscheinlich eine Sonderstellung für sich in A
spruch nehmen dürfen und keineswegs als blofs graduelle Modi
kationen der beiden Kategorien des Tastsinnes anzusehen sind, i
niemals bezweifelt worden. Im ganzen begünstigen also auch d
in letzter Reihe mitgeteilten Erfahrungen die Annahme, dafs die vo
unsrer Oberhaut vermittelten Empfindungen zwei verschiedene
Klassen angehören, deren eine die sogenannten Tastempfindunge
deren andre als einzigen Repräsentanten das Gemeingefühl d
Schmerzes enthält. Diese Begründung des von uns befürwortete
allgemeinen Standpunktes vorausgeschickt, steht nichts mehr i
Wege, die physiologischen Eigentümlichkeiten der einzelne
Empfindungsqualitäten nacheinander einer gesonderten Betrachtun

[1] Vgl. NOTHNAGEL, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* 1866. Bd. II. p. 259.
[2] A. FICK, *Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane.* Lahr 1864. p. 39.
[3] GOLDSCHEIDER, *Monatshefte f. prakt. Dermatol.* 1884. Bd. III. p. 231.

zu unterwerfen. Wir beginnen mit der Besprechung des als **Drucksinn** bezeichneten Vermögens unsrer Haut.

Berührt ein Körper unsre Haut, so entsteht eine Druckempfindung, gleichviel, ob die Berührung dadurch zustande kam, daſs der Körper gegen die ruhende Haut bewegt wurde, oder dadurch, daſs wir mit Hilfe unsrer Bewegungsorgane die Tastfläche gegen den Körper bewegt haben. Die nächste Ursache der Druckempfindung ist in beiden Fällen eine bis zu den Nervenenden fortgepflanzte Kompression der Haut, diese aber wiederum die unmittelbare Folge des **Widerstandes**, welchen der ruhende Teil der Bewegung des andren bei erfolgter Berührung entgegensetzt. Damit eine Druckempfindung bei der Berührung einer Tastfläche mit einem äuſseren Körper entstehe, ist ein bestimmter Grad des Widerstandes, also der dadurch bedingten Kompression der Haut, erforderlich; wir fühlen die Berührung eines leichten Stäubchens oder einer in der Luft schwebenden Flaumfeder nicht, wenn wir den Finger gegen sie bewegen, oder wenn dieselbe auf unsern Finger fällt. Der Minimaldruck, welcher nötig ist, um eine Druckempfindung zustande zu bringen, ist sehr verschieden groſs an verschiedenen Stellen des Tastorganes, aber auch bei verschiedenen Personen. Gegen den niedrigsten Druck ist nach KAMMLER die Stirnhaut empfindlich; während an dieser bereits ein Gewicht von 0,002 g eine Druckempfindung erzeugt, sind dazu an den Fingern z. B. schon 0,005—0,015 g erforderlich.[1] Die Ursachen dieser Empfindlichkeitsunterschiede können in anatomischen Momenten mannigfacher Art gesucht werden: erstens in der Menge der in einer Hautfläche von bestimmter Gröſse endigenden Nervenfasern, da, wie wir noch näher sehen werden, die Intensität der Empfindung mit der Zahl der durch eine gegebene Druckgröſse gereizten Nervenenden wächst, zweitens in einer verschiedenen Empfindlichkeit der Nervenendapparate, drittens in der verschiedenen Dicke der Epidermis, welche den Sinnesreiz letzteren zuleitet, viertens in solchen Momenten, wie Spannung der Haut, Nähe fester knöcherner Unterlagen unter ihr, Behaarung und so fort.

GOLTZ[2], welcher sich eines andren experimentellen Verfahrens als KAMMLER bediente, hat sehr abweichende Resultate erhalten. Ausgehend von der Frage, woher der Puls der Radial- und Temporalarterien von dem tastenden Finger leicht, von der jene Gefäſse deckenden Haut in der Regel gar nicht wahrgenommen werde, untersuchte er die Empfindlichkeit verschiedener Hautregionen gegen Druckschwankungen in der Art, daſs er in einem mit Wasser gefüllten Kautschukschlauch durch Kompression Wellen von verschiedener Gröſse erregte und die zu prüfenden Hautpartien mit gleich langen Strecken der Schlauchwand in Berührung brachte. Im allgemeinen ergab sich, daſs das Vermögen, Druckschwankungen von der beschriebenen Beschaffenheit anzuzeigen, an verschiedenen Stellen unsrer Körperoberfläche graduell erheblich differiert. Weiterhin ist aber aus den von GOLTZ gemachten Mitteilungen zu entnehmen,

---

[1] O. KAMMLER, *Exper. de var. cutis region. minim. pondera sentiendi virtute.* Vratisl. 1858. Diss. inaug., u. AUBERT u. KAMMLER, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre.* 1859. Bd. V. p. 145.
[2] GOLTZ, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 18.

dafs ganz im Gegensatz zu den Angaben KAMMLERS der Stirnhaut eine geringere Empfindlichkeit als der Haut der Fingerspitzen zukommt. Der hier zu tage tretende Widerspruch ist jedoch nur scheinbar und erklärt sich daraus, dafs GOLTZ nicht, wie KAMMLER, reine Druckempfindungen, sondern einen viel komplizierteren Vorgang, in welchem sich Druckempfindungen und Bewegungsgefühle kombiniert haben, zum Gegenstand seiner Messungen gemacht hat. Für den umgekehrten Vorwurf, dafs KAMMLERS Versuche gar nicht Druckempfindungen, sondern qualitativ von denselben unterschiedene Berührungsempfindungen beträfen, läfst sich unsers Erachtens kein stichhaltiger Grund geltend machen. Denn die Berührungsempfindungen sind eben nichts Andres als Druckempfindungen von minimaler Intensität. Dafs mit ihnen im Gegensatz zu den letzteren die Vorstellung eines aufserhalb der Haut gelegenen Objekts als Reizursache nicht verbunden sein sollte [1], können wir nicht zugeben.

Aufser den zwei genannten Faktoren, welche für das Zustandekommen einer Berührungs- oder Druckempfindung eine zweifellos mafsgebende Bedeutung besitzen, einem bestimmten Intensitätsgrade der Reizursachen und einem bestimmten von mannigfachen Umständen abhängigen Erregbarkeitsgrade der nervösen Endapparate, mufs es jedoch noch einen dritten von erheblicher Bedeutung geben. Denn keineswegs vermag jeder mechanische Druck, selbst wenn er eine hinreichende Stärke besitzt und auf hinlänglich erregbare Endapparate einwirkt, die ihm in andern Fällen entsprechenden Empfindungsqualitäten auszulösen. Die Kenntnis der Thatsachen, auf welche sich dieser Satz stützt, verdanken wir MEISSNER [2], welcher zuerst darauf aufmerksam machte, dafs, wenn wir unsre Hand in Wasser oder Quecksilber von der Temperatur der Hand eintauchen, auf keinem Teil der versenkten Tastfläche eine Druckempfindung entsteht, auch wenn der Druck der darauf lastenden Flüssigkeitssäule weit beträchtlicher ist als der eines kleinen festen Körperchens, dessen Applikation eine deutliche Empfindung veranlafst. Nur da, wo der untergetauchte Finger die Flüssigkeitsoberfläche schneidet, kommt es zu einer Druckempfindung, aber auch diese fehlt an der Dorsalseite der Hand. Es mufs also offenbar ein Unterschied bestehen in der Druckeinwirkung eines festen Körpers, welcher Druckempfindung erzeugt, und einer Flüssigkeit, welche bei gleichem oder selbst gröfserem Gewicht keine erzeugt, ferner eine Eigentümlichkeit der Einwirkung der Flüssigkeit an der bezeichneten Grenzlinie, wo sie Empfindung hervorbringt. Das überraschende Resultat, zu welchem uns MEISSNERS Beobachtungen geführt haben, büfst nur wenig von seinem auffälligen Charakter ein, wenn wir erfahren, dafs die Verschiedenheit der von festen und von flüssigen Körpern ausgeübten Druckwirkungen lediglich dadurch bedingt ist, dafs die Kontaktfläche der ersteren sich im Gegensatz zu der der letzteren nicht genau genug der berührten Hand anschmiegt. Wirklich lehrt der direkte Versuch, dafs nach Beseitigung dieser rein äufserlichen

[1] BASTELBERGER, *Experim. Prüfung d. z. Drucksinnmessung angewandten Methoden u. s. w.* Stuttgart 1879.

[2] G. MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1859. III. R. Bd. VII. p. 92.

fferenz der feste Körper ebensowenig Druckempfindungen auszu-
ßen vermag wie eine beliebige Flüssigkeit. Am einfachsten über-
ugt man sich von der Richtigkeit des Gesagten, wenn man sich
n einem seiner Finger nach MEISSNERS Vorgang einen Paraffin-
guſs anfertigt. Wird letzterer über das zu ihm passende Glied
streift, so schwindet in demjenigen Augenblicke, in welchem die
tsprechenden Unebenheiten beider einander genau decken, jedes
fühl von Druck oder Berührung von seiten der Hülle. In diesem
rhalten ändert sich nichts, wenn man die äuſsere Fläche des
raffinabgusses mit Gewichten belastet, augenblicklich aber wird die
genwart desselben wahrgenommen, sobald man ihn auch nur wenig
f dem Finger verschiebt. Obwohl die eben beschriebenen That-
chen bisher noch keine ausreichende Erklärung gefunden haben,
viel ist aus ihnen dennoch zu entnehmen, daſs das Versuchsmoment,
ssen künstliche Änderung die Natur der jedesmaligen Wirkung
dingte, einzig und allein die Richtung des mechanischen
ruckes war. Demgemäſs haben wir die Richtung des mechanischen
ruckes gegen die Hautoberfläche den beiden schon genannten Fak-
ren, von welchen das Zustandekommen einer Druckempfindung ab-
ängt, als dritten hinzuzufügen. Wo den pressenden Kräften eine
r belasteten Hautfläche allerorts genau senkrechte Richtung erteilt
rd, nimmt man ihnen auch die Fähigkeit, als Nervenreize zu
nktionieren. Die oben erwähnte Druckempfindung, welche der in
ne Flüssigkeit getauchte Finger in der Niveauhöhe derselben hat,
klärt sich somit lediglich daraus, daſs die sonst überall senkrecht
r Hautfläche gerichteten Druckkräfte der Flüssigkeit hier eine
itliche Komponente besitzen, weil die komprimierten Partien nach
r Seite des geringsten Widerstandes ausweichen können. Es sieht
mnach fast so aus, als ob Lageveränderungen bestimmter Art,
itliche Verschiebungen der Nervenenden, die eigentliche Erregungs-
sache des mechanischen Druckes bilden, die einfache allseitige
ompression ohne gleichzeitige Lageveränderung dagegen kein reizen-
es Moment enthält. Selbstverständlich erhebt diese Umschreibung
es Thatbestandes keinen Anspruch darauf, eine Erklärung desselben
u sein, vielmehr wird bereitwilligst anerkannt, daſs eine solche vor-
erhand gänzlich fehlt. Als Fingerzeig für eine zukünftige Lösung
es vorliegenden Problems kann aber vielleicht die Bemerkung
ienen, daſs die irritablen mit drüsigen Vorrichtungen versehenen
latthaare gewisser Pflanzenarten (Droseraceen) ein ganz analoges
erhalten gegen Druckwirkungen verschiedener Art wahrnehmen
ssen, wie die irritable Substanz unsrer Tastnerven. Die Ver-
andtschaft beider hier zusammengestellten Erscheinungen ergibt
ch von selbst, wenn wir von CH. DARWIN[1] hören, daſs ein äuſserst
ichter fester Körper, wenn er auf die empfindliche Spitze eines

[1] CH. DARWIN, *Insektenfressende Pflanzen*, aus d. Engl. übersetzt v. J. V. CARUS.
uttgart 1876.

solchen Drüsenhaares gebracht wird, alsbald eine Beugung desselben nach dem Zentrum des Blattes hin hervorzurufen vermag, die Belastung mit einem viel schwereren Wassertropfen unter gleichen Umständen dagegen ohne jede Wirkung bleibt.

Anders als soeben geschehen hat MEISSNER im Einklang mit LOTZE[1] die von ihm aufgefundenen Thatsachen verwertet. Auch er gelangt allerdings zu dem Schlufs, dafs bei der Erregung unsrer Hautnerven durch Druck die Richtung des letzteren von wesentlicher Bedeutung sei; eine ganz abweichende Ansicht äufsert er jedoch über die Natur der eigentlich wirksamen Kräfte. MEISSNER analysiert zunächst die mechanischen Folgen eines Stofses oder anhaltenden Druckes, welcher unsre Haut trifft, und findet, dafs man hierbei zweierlei zu unterscheiden hat, einmal eine mit Spannungszunahme verbundene gegenseitige Annäherung der Hautteilchen, welche, solange als der Druck währt, konstant bleibt, zweitens eine gegenseitige Verschiebung der Hautteilchen, wie bei den Teilchen einer gedrückten Flüssigkeit. Letztere, nimmt MEISSNER an, wird aber nicht blofs in einer einmaligen, beim Beginn des Druckes stattfindenden Bewegung bestehen, sondern in einer Reihe wiederkehrender solcher Bewegungen, „Oszillationen", welche mit abnehmender Exkursion fortdauern, bis die Teilchen in einer neuen Gleichgewichtslage zur Ruhe kommen. Von diesen beiden Wirkungen einer Druckkraft soll ausschliefslich die zweite als Reiz für die Hautnerven zu betrachten sein, zumal ja auch bei andern Sinnen, wo die Natur des äufseren Reizes genau bekannt ist, beim Gesichts- und Gehörssinn, Oszillationen die Erregung der Nerven bewirken, und überhaupt, wie in der allgemeinen Nervenphysiologie erörtert ist, jede dauernde Nervenerregung nicht durch stetige Zustände, sondern nur durch eine Reihe mit gewisser Geschwindigkeit sich folgender Veränderungen erzeugt wird. MEISSNER analysiert nun auf Grund dieser aprioristischen Sonderung der Druckeinwirkung die Verhältnisse bei der Berührung der Haut mit einem festen und mit einem flüssigen Körper, und zwar an der *vola manus*, und kommt zu folgenden Anschauungen. Es findet zunächst ein Unterschied in der Berührungsweise insofern statt, als die Flüssigkeit alle Punkte der Tastfläche gleichförmig bedeckt, während der feste Körper nur die Scheitel der Hautleisten berührt, nicht aber die zwischen diesen befindlichen Hautteilchen. Dieser Unterschied bedingt nun zwar keinen qualitativen Unterschied in der konstanten Spannungserhöhung, in welche zu beiden Malen die Hautteilchen versetzt werden, welche daher überhaupt nicht den Nervenreiz bilden könne, wohl aber einen Unterschied in den durch die Haut bis zu den Nerven fortgepflanzten Oszillationen. MEISSNER sucht aus der Lage der Tastkörperchen in den Spitzen der Papillen zu beweisen, dafs der Druck einer die Hautfläche gleichförmig bedeckenden Flüssigkeit nur solche Oszillationen zu erzeugen fähig sei, welche die Papille und das Tastkörperchen der Längsachse parallel, senkrecht zur Cutisoberfläche durchsetzen, während der Druck eines festen Körpers, wo die freien Thäler zwischen den Hautleisten ein seitliches Ausweichen gestatten, stets überwiegend Oszillationen von querer Richtung zur Längsachse des Tastkörperchens hervorbringen müsse. Für die Zulässigkeit der Auffassung, dafs die verschiedene Richtung der Oszillationen die Ursache des verschiedenen Erfolges der Druckeinwirkung flüssiger und fester Körper ist, führt MEISSNER als Beweise die oben besprochenen Versuche an. Die letzte Frage, warum senkrechte Oszillationen der Hautpapillen die Nerven nicht erregen, wohl aber quere, sucht MEISSNER aus den anatomischen Verhältnissen zu beantworten, indem er darauf aufmerksam macht, dafs die Nervenenden im Tastkörperchen sämtlich quer, mehr weniger rechtwinkelig gegen die Längsachse gelagert sind, quere Oszillationen die Nerven also in der Richtung ihrer Längsachse treffen, senkrechte Oszillationen dagegen rechtwinkelig zu dieser

[1] H. LOTZE, *Medicin. Psychologie.* Leipzig 1852. p. 198 u. 199. — G. MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1859. III. R. Bd. VII. p. 92.

Achse. Das Hauptergebnis, zu welchem MEISSNER durch seine Deduktion geführt wird, ist also, daſs die Richtung der durch einen mechanischen Druck erzeugten Bewegungskräfte eine groſse Bedeutung für die Erregung der Hautnerven besitzt. Dies wird unbedingt zugegeben werden können. Gegen die Ansicht, daſs nicht die dauernde Lageveränderung sondern Oszillationen der Hautmoleküle um die Gleichgewichtslage das Reizmoment abgeben sollen, spricht aber erstens die Zusammensetzung unsrer Cutis aus zum groſsen Teil halbflüssigen und noch dazu voneinander gesonderten Formelementen, ein Umstand, welcher solchen Oszillationen, wenn überhaupt, doch jedenfalls eine nur äuſserst kurze Dauer in Aussicht stellt (FICK[1]). Zweitens wäre nach der MEISSNERschen Hypothese zu erwarten, daſs wir eine Belastung unsrer Haut nur in den ersten Augenblicken ihres Bestehens oder Vergehens wahrnehmen könnten, während dieselbe bekanntlich doch in der Regel einen sehr anhaltenden Eindruck hervorzurufen pflegt. MEISSNER, welcher die Möglichkeit dieses Einwurfs wohl vorausgesehen hat, hat zwar dagegen geltend gemacht, daſs der Druck eines Gewichts auf unsrer Haut schwerlich dauernd konstant bleiben werde, da schon durch den Puls fortwährend kleine Änderungen desselben bedingt werden müſsten. Aber auch zugegeben, daſs dem so sei, so bleibt immerhin schwer zu begreifen, weshalb diese kleinen Änderungen einen annähernd ebenso kräftigen Reiz für die Hautnerven abgeben sollten, wie das erste Auflegen des ganzen Gewichtes. Er hat ferner daran erinnert, daſs wir die Gegenwart drückender Körper, welche mit der Haut in dauernder Berührung bleiben, unter Umständen wirklich nicht empfinden. Legen wir z. B. den Finger mit der Dorsalseite auf den Tisch und auf die Volarseite des ersteren ein kleines Gewicht, so entsteht eine deutliche Berührungsempfindung, welche aber sehr schnell vergeht, wenn Gewicht und Finger ganz unbewegt bleiben, und wir ganz unbefangen den Zustand unsers Sensoriums prüfen. Die Thatsache muſs zugegeben werden, allein sie beweist nicht, daſs die Reizursache erloschen war; oder man müſste auch schlieſsen können, daſs ein konstanter elektrischer Strom, welcher nur im Augenblicke seines Entstehens oder Vergehens, nicht aber während seines gleichmäſsigen Flieſsens einen motorischen Nerven in Thätigkeit versetzt, im zweitgedachten Falle eigentlich dennoch aufgehört hat zu existieren. Hier wie dort ist es nicht das Verhalten der Reizursache, sondern entweder das Adaptationsvermögen der Nervensubstanz an dieselbe oder auch die Ermüdung der Nervensubstanz, welche den fraglichen Zustand der Reaktionslosigkeit bedingt.

Die mechanischen Einflüsse, welche unsre Oberhaut treffen, tragen nicht immer den Charakter der Kompression, sondern häufig genug den entgegengesetzten der Traktion, des Zuges. Selbstverständlich können sich die in beiden Fällen entstehenden mechanischen Folgen qualitativ nicht voneinander unterscheiden, in beiden Fällen werden also auch dieselben Nervengattungen erregt werden müssen. Wenn wir trotzdem in der Regel zu erkennen vermögen, ob Druck oder Zug auf unsre Hautoberfläche einwirkt, so folgt daraus jedoch nicht, daſs gleiche Reizursachen in gleichen Nervengebieten Empfindungen ungleicher Qualität auszulösen imstande sind — ein solcher Schluſs stände im schneidenden Widerspruch mit allen Erfahrungen der allgemeinen Nervenphysiologie —, das Mittel, welches uns die psychische Unterscheidung zwischen jenen beiden Applikationsweisen mechanischer Reizungen ermöglicht, haben wir vielmehr darin zu suchen, daſs bei Einwirkung von Zug- und Druckkräften auf die Haut nicht bloſs die ihnen entsprechende Qualität von Empfindungen entsteht, sondern

[1] A. FICK, *Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane.* Lahr 1864. p. 33.

nebenher noch andre ausgelöst werden, welche sich jenen ersteren in ungleicher Zahl und Beschaffenheit zugesellen. Dieser Unterschied in der Empfindungskombination aber ist es, welcher eine in jedem Falle abweichende Affektion unsers Bewuſstseins bedingt. Wird an einem unsrer Körperteile ein Zug ausgeübt, und wollen wir durch unsre Muskeln Widerstand leisten, so verwenden wir eine andre Gruppe derselben dazu, als wenn wir uns bestreben, einer auf die gleichen Körperteile ausgeübten Kompression entgegenzuarbeiten. Die dort und hier vorhandenen Druckempfindungen paaren sich jedesmal also mit andern Muskelgefühlen. Bei einer Kompression, welche unsre Haut erfährt, nimmt ferner die Intensität der Reizung rings um die Druckstelle sicherlich in einem andren Verhältnis ab, als beim Zug im Umkreis der von ihm betroffenen Stelle. Indem wir vermöge des Raumsinnes die stark und schwach gereizten Punkte voneinander unterscheiden, verbinden sich folglich mit den Druckempfindungen beim Zug andre Lokalempfindungen als mit den durch die Kompression ausgelösten. Auf dem zuerst oder zuzweit genannten Wege empfängt unser Bewuſstsein somit verschiedene Botschaften und hat unter normalen Verhältnissen keine Ursache sie miteinander zu verwechseln.

Wie innig Empfindungen verschiedener Qualität miteinander verschmolzen zu werden pflegen, lehrt die alltägliche Erfahrung. Der Laie glaubt z. B., daſs eine eiserne Kugel eine spezifisch andre Empfindung als eine gleich groſse von Holz oder Gummi mache, weil wir ohne Hilfe des Gesichtssinnes aus der Empfindung, die wir beim Umfassen der Objekte erhalten, das Material erkennen. Es ist leicht ersichtlich, auf welche Weise wir diese Kenntnis durch Kombination eines Urteils aus verschiedenen Empfindungen erhalten. Wir erkennen auf eine unten zu erörternde Weise mit Hilfe des Raumsinnes der Haut, aus der Vorstellung, welche wir von dem Abstande der verschiedenen empfindenden Punkte haben, die Gröſse der Kugel, erkennen durch den Drucksinn und das Muskelgefühl die Schwere der Kugel, den Widerstand, welchen sie der Kompression entgegensetzt, erkennen durch den Temperatursinn die gute Wärmeleitung, vermöge welcher die eiserne Kugel der Haut schnell Wärme entzieht, und wissen aus Erfahrung, daſs diese Empfindungen und das relative Verhältnis der empfundenen Schwere und Gröſse bei metallischen Körpern zusammentreffen. Es sind also zahlreiche Unterlagen für ein Urteil, welches sich, ohne daſs wir uns der geistigen Operationen bewuſst werden, unmittelbar an die Empfindung anschlieſst und daher von uns für Empfindung selbst gehalten wird, vorhanden.

Die Intensität der Druckempfindung steigt und sinkt mit der Intensität der äuſsern Einwirkung des Druckes. Immer muſs die letztere aber eine gewisse Höhe, den von FECHNER sogenannten Schwellenwert (s. o. p. 131), überschritten haben, ehe sie in unserm Bewuſstsein einen merklichen Eindruck hervorbringen kann.

Wie bereits mitgeteilt wurde, variiert der minimale Druckreiz, welcher eben gerade empfunden wird, auf den verschiedenen Körpergegenden nicht unerheblich; das Gleiche muſs natürlich auch für den Schwellenwert FECHNERS gelten. Man könnte denselben somit zur Anfertigung einer Sensibilitätsskala benutzen, in welcher derjenige Körperteil, für welchen jener FECHNERsche Wert am kleinsten

ausfällt, die oberste Stufe einnehmen und als mit dem feinsten Drucksinne begabt zu bezeichnen sein würde. Obwohl dieses Klassifikationsprinzip an und für sich nicht unberechtigt wäre, so hat man doch ein andres vorgezogen. Nicht die Fähigkeit, Druckreize als solche überhaupt wahrzunehmen, sondern die Fähigkeit, Gröfsenunterschiede zweier Druckreize deutlich zu erkennen, wird allgemein zur Mafsbestimmung des Drucksinnes verwendet. FECHNER[1] bezeichnet den Punkt, wo die Merklichkeit eines Reizunterschiedes beginnt, als die Unterschiedsschwelle. Bei der Messung der Feinheit des Drucksinnes wird es sich demnach um die Feststellung des letztbezeichneten Schwellenwertes handeln. Der Drucksinn ist um so feiner, je geringer die Differenzen zweier Druckgröfsen gemacht werden können, ohne dafs die Differenz der zugehörigen Empfindungen unmerklich wird, mit andern Worten, je geringere Druckdifferenzen wir mit diesem Sinn noch aufzufassen vermögen. Nach diesem Prinzip hat E. H. WEBER die Feinheit des Drucksinnes gemessen, die Grenzen derselben und die Bedingungen, an welche sie geknüpft ist, festgestellt.[2]

Will man die Feinheit des Drucksinnes prüfen, so kommt es vor allem darauf an, dafs die Druckempfindungen isoliert, unvermischt mit andern Gefühlen, welche uns zur Unterscheidung und Schätzung der nämlichen Reizgröfsen dienen, vor das Urteil treten. Im vorliegenden Falle werden wir also darauf zu achten haben, dafs die gleichzeitige Anwesenheit von Muskelgefühlen ausgeschlossen ist, deren Intensitätsverhältnisse uns einen mindestens ebenso grofsen Mafsstab zur Bestimmung der Schwerkraft von Gewichten, d. i. ihrer Druckkraft, liefern, wie diejenigen der eigentlichen Druckempfindung. Denn bekanntlich pflegen wir, um die Schwere eines Körpers zu erfahren, denselben zu heben und sein Gewicht nach dem Grade der uns bewufst werdenden Muskelanstrengung, oder, kürzer ausgedrückt, des Muskelgefühls zu taxieren. Die erforderliche Beseitigung des letzteren gelingt nach WEBER, wenn der zu prüfende Körperteil, z. B. die Hand, auf einer festen Unterlage gestützt ruht, während die Gewichte auf die Tastfläche gelegt werden. Um auf der andren Seite die Leistungen des Muskelgefühls in der Taxation von Gewichten isoliert zu prüfen, bindet WEBER die Gewichte in ein Tuch und läfst den Beobachter die zusammengeschlagenen Zipfel desselben beim Heben anfassen. Der Druck des Gewichtes auf die Tastfläche ist dabei eliminiert, der Druck, welchen die Hand gegen das Tuch durch Muskelkraft übt, um das Herausgleiten zu hindern, erzeugt allerdings Druckempfindung, allein diese kann uns nicht über die Gröfse des Gewichtes belehren, da wir sie willkürlich bei demselben Gewicht vergröfsern können.

Vermöge des Raumsinnes unsrer Haut empfinden wir zwei gleichzeitig auf verschiedene Teile derselben ausgeübte Druck-

[1] FECHNER, *Elem. d. Psychophysik.* Leipzig 1860. Bd. I. p. 238.
[2] E. H. WEBER, a. a. O. p. 513.

einwirkungen getrennt und vermögen durch abwechselnde Richtung der Aufmerksamkeit auf die eine oder die andre Empfindung bis zu einem gewissen Grade ihre relative Gröſse zu erkennen. Es erscheint daher am einfachsten die angedeutete Prüfung der Feinheit des Drucksinnes so auszuführen, daſs man die zu vergleichenden Gewichte gleichzeitig je eines auf je eine Hand legt. WEBER hat indessen gefunden, daſs wir zwei gleichzeitige Erregungen verschiedener Tastflächen weit weniger genau zu vergleichen und gegeneinander abzuwägen imstande sind, als zwei nacheinander auf dieselbe Tastfläche wirkende Eindrücke. Die Thatsache ist sehr überraschend, da man *a priori* das Gegenteil vermuten würde. Es ist merkwürdig, daſs wir eine Tastempfindung, nachdem sie vorüber ist, eine Zeitlang so treu ihrer Qualität wie ihrer Intensität nach im Gedächtnis behalten, daſs wir sie mit einer späteren reellen Empfindung nach dem Erinnerungsbild genau vergleichen können, genauer als zwei gleichzeitige reelle Empfindungen. Und zwar ist nach WEBERS Beobachtungen die Zeit, welche zwischen beiden Eindrücken verflieſsen kann, ohne daſs jenes Erinnerungsbild des ersten zu sehr geschwächt und zur Vergleichung untauglich wird, eine nicht unbeträchtliche; sie kann um so gröſser sein, je gröſser die Intensitätsdifferenz der zu vergleichenden Empfindungen ist, so daſs man, wenn die zu vergleichenden Gewichte sich wie 4 : 5 verhalten, selbst bei einem Intervall von 100 Sekunden zwischen dem Auflegen des einen und des andren noch mit Leichtigkeit die Differenz erkennt und anzugeben imstande ist, ob das zuerst oder zuletzt aufgelegte das schwerere ist. Bei allen diesen Versuchen ist zur Bildung eines richtigen Urteils notwendig, daſs die zu vergleichenden Gewichte die Tastfläche in derselben Ausbreitung drücken, daſs sie dieselbe Temperatur haben, daſs sie nur durch ihre Schwere drücken, nicht beim Auflegen aufgedrückt werden oder auffallen. Als äuſserste Grenze der Leistungen des Drucksinnes in der Unterscheidung zweier Empfindungen von verschiedener Intensität gibt WEBER an, daſs man zwei Gewichte, welche sich wie 29 : 30 verhalten, wenn sie nacheinander auf dieselbe Tastfläche gelegt werden, noch unterscheidet. Da er zu dem gleichen Zahlenverhältnis als Unterscheidungsgrenze kam, gleichviel ob er mit Loten oder Unzen als Gewichtseinheiten expermentierte, sprach WEBER als Gesetz aus, daſs nicht eine bestimmte absolute Gewichtsdifferenz, sondern eine für alle absoluten Gewichtsgröſsen gleichbleibende relative Gewichtsdifferenz als Grenzwert für die Feinheit des Drucksinnes aufzustellen sei, oder, wie es früher (s. o. p. 129) von uns nach E. HERING ausgedrückt wurde, daſs die wirklichen Unterschiede zweier eben merklich verschieden erscheinender Reizgröſsen in direktem Verhältnisse mit letzteren wechseln.

Die Interpretation, welche dieses WEBERsche Gesetz durch FECHNER erfahren hat, und die Angabe WEBERS, daſs sein Gesetz auch in den anderweitigen Empfindungsgebieten des Ohres und Auges

eine ausgedehnte Gültigkeit besitze, haben demselben eine fundamentale Bedeutung verliehen. Es bedurfte der oben erwähnten Kritik HERINGS, um den bis dahin für unanfechtbar gehaltenen Deduktionen FECHNERS ihrend anscheinend sicheren experimentellen Boden zu entziehen und den thatsächlichen, auf dem Wege des direkten Versuchs erlangten Ergebnissen, welche ältere Beobachter dazu veranlaſst hatten sich gegen eine Verallgemeinerung des WEBERschen Prinzips zu erklären, die erforderliche Beachtung zu verschaffen. Was zunächst den Drucksinn anbelangt, so hatte man sich schon sehr bald gefragt, ob WEBERS Ermittelungen für die ganze Breite aller in das Bereich jenes Sinnes fallenden Empfindungsintensitäten, oder ob sie vielleicht nur innerhalb beschränkter Grenzen als zutreffend zu erachten seien. Mochte sein Gesetz auch für Unzen und Lote gelten, so war damit noch nicht bewiesen, daſs wir mit dem Drucksinn auch 29 von 30 Milligramm und 29 von 30 Pfund zu unterscheiden imstande sind. LOTZE und MEISSNER[1] haben in diesem Sinne zuerst Bedenken gegen WEBERS Gesetz ausgesprochen, und auſserdem lehren FECHNERS[2] eigne Versuche, welche übrigens nicht mit Ausschluſs des Muskelgefühls angestellt worden sind, daſs von einer unbedingten Gültigkeit jenes Gesetzes im Gebiete des Drucksinns wohl kaum die Rede sein kann. Endlich haben LOEWIT und BIEDERMANN auf Veranlassung von E. HERING[3] die hier ventilierte Frage in Angriff genommen. Das Ergebnis ihrer sehr umfassenden Untersuchungen war, daſs die Feinheit unsers Drucksinns, gemessen durch das Verhältnis zwischen Haupt- und Zusatzgewicht, mit den Druckgraden stetig variiere, im allgemeinen bis zu einer gewissen absoluten Gröſse der verglichenen Belastungsgewichte wachse, um sich bei weiterer Steigerung derselben wieder rasch zu verringern. Es scheint hiernach, als ob WEBERS entgegengesetztes Resultat nur durch ein Zusammentreffen von Zufälligkeiten bedingt worden ist, an deren richtiger Würdigung er durch die verhältnismäſsig geringe Zahl seiner Versuche verhindert wurde.

FECHNERS Meſsverfahren bestand darin, daſs er zwei gegebene Gewichte, von denen das eine um einen bestimmten Bruchteil gröſser als das andre war, nach WEBERS Methode zu öfteren Malen hintereinander aufhob und die Zahl der Fälle, in welchen er ihren Unterschied richtig durch Muskel- und Hautgefühl erkannt hatte, notierte. Der Quotient aus der gesamten Beobachtungszahl n in die Zahl der richtig beobachteten Fälle $r = \frac{r}{n}$ gestattete ihm alsdann zu beurteilen, ob die Differenz der verglichenen Gewichte einen hohen oder einen geringen Grad von Merklichkeit besäſse. Denn offenbar muſs r einen um so beträchtlicheren, n folglich einen um so kleineren Wert erreichen und der Quotient $\frac{r}{n}$ aus beiden mithin um so gröſser ausfallen, je deutlicher dieselbe

[1] LOTZE, a. a. O. p. 208. — MEISSNER, *Beitr. zur Anat. u. Physiol. der Haut*. Leipzig 1853. p. 33.
[2] FECHNER, *Elem. d. Psychophysik*. Leipzig 1860. Bd. I. p. 182 u. flg.
[3] E. HERING, a. a. O.

empfunden wird. Nach dieser Methode, welche man die Methode der richtigen und falschen Fälle zu nennen pflegt, hat FECHNER mit bewundernswerter Sorgfalt für Hauptgewichte verschiedener Höhe (P) von 300, 500, 1000, 1500, 2000, 2500 und 3000 g, denen relativ gleiche Zusatzgewichte (D) von 0,04 oder von 0,08 D hinzugefügt wurden, aus tausenden von Einzelversuchen den Merklichkeitsgrad gleicher relativer Gewichtszuwüchse D eruiert. Es fand sich, dafs derselbe beim Aufsteigen von 500 g zu 3000 g stetig wuchs, von 1500 g ab eine Tendenz sich auf gleicher Höhe zu erhalten zeigte, beim Aufsteigen von 300 zu 500 g dagegen eine Abnahme erfuhr, während er bei unbeschränkter Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes durchaus konstant hätte bleiben müssen. FECHNER sucht und findet freilich einen Grund, welcher diese geringe Übereinstimmung der Thatsachen mit den Forderungen des Gesetzes nicht nur erklärt, sondern sogar als notwendig erscheinen läfst. Er glaubt, dafs das Eigengewicht des hebenden Armes den gehobenen Gewichten überall hinzuzufügen sei, da wir faktisch doch mit letzteren gleichzeitig immer auch den ersteren in Bewegung setzen. Hierdurch würde sich natürlich das Verhältnis von 0,04 oder von 0,08 P für sämtliche Gewichte in Wirklichkeit verkleinern, für die niedrigen jedoch in höherem Grade als für die schwereren, und die Zunahme seiner Merklichkeit bei steigender Belastung sich folglich aus seinem eignen absoluten Wachstum begreifen. Abgesehen davon aber, dafs FECHNER[1] selbst für zweifelhaft hält, ob das Eigengewicht des Armes in derselben Weise in Anschlag zu bringen ist, wie ein äufseres ihm angehängtes Gewicht, so lehren die von HERING mitgeteilten Versuche LOEWITS und BIEDERMANNS, dafs auch bei möglichstem Ausschlufs des Muskelgefühls und des Armgewichts der gleiche variable Gang der Unterschiedsempfindlichkeit für Gewichte statthabe. LOEWIT und BIEDERMANN benutzten bei ihren Experimenten nicht die FECHNERsche Methode der richtigen und falschen Fälle sondern die Methode der eben merklichen Unterschiede, d. h., sie ermittelten für gegebene Gewichtsgröfsen P das kleinste mit Sicherheit an der fühlbaren Gewichtszunahme erkennbare Zusatzgewicht D. Aus dem Quotienten P/D ergab sich sodann direkt der gesuchte ihm umgekehrt proportionale Merklichkeitsgrad. Unter den von ihnen angestellten Versuchsreihen verdient namentlich die zweite, in welcher eine kleine Pappscheibe an einem feinen zwischen Daumen und Zeigefinger gefafsten Holzgriff nach Beschwerung mit verschiedenen Gewichten gehoben wurde, besondere Berücksichtigung, weil hier die variierenden Gewichte lediglich mittels der an den Fingerspitzen entstehenden Empfindungen untereinander verglichen wurden, das Muskelgefühl des Armes, obwohl derselbe ungestützt blieb, also kaum in Betracht kam. Ein Blick auf die beigefügte Tabelle, deren erste Kolumne die Hauptgewichte P in Gramm, deren zweite die eben merklichen Zusatzgewichte D ebenfalls in Gramm, deren dritte endlich den Quotienten P/D aus beiden erhält, zeigt sofort, dafs sich der letztere bis zu einer gewissen Gröfse des Hauptgewichts verkleinert, um dann wieder zu wachsen, woraus sich umgekehrt für den Merklichkeitsgrad der Zusatzgewichte ergibt, dafs derselbe mit steigenden Gewichten bis zu einer gewissen Grenze zu-, nachher aber wieder abnimmt.

P.	D.	Q.
10	0,7	1/14
50	1,7	1/30
100	2,4	1/42
200	3,6	1/56
300	4,6	1/65
400	5,2	1/77
450	6,5	1/69
500	25,5	1/20

[1] FECHNER, a. a. O., u. *In Sachen der Psychophysik*. Leipzig 1877. p. 190.

Wollte man gegen diese Versuche den Einwand erheben, daſs in ihnen allerdings nicht das Eigengewicht und Muskelgefühl des Armes, wohl aber das Eigengewicht und Muskelgefühl der Hand mit in Rechnung zu bringen sei, so wäre darauf zu erwidern, daſs eine dritte Versuchsreihe LOEWITS und BIEDERMANNS, bei welcher die Gewichte einem FECHNERschen [1] Vorschlage gemäſs auf die passend unterstützte Fingerspitze aus stets gleicher, jedoch nur minimaler Höhe herabfielen, ebenfalls keine Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetze ergab.

Der Vollständigkeit wegen erwähnen wir an dieser Stelle noch die älteren Versuchsergebnisse DOHRNS [2], welche eine Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes für sehr niedrige absolute Druckgrade gänzlich in Abrede stellen. Während nach letzterem bei Belastung der Haut mit Unzen und Loten schon $^1/_{30}$ des Mehrgewichts unterschieden wird, gehören nach DOHRN bei Belastung mit 1 g an den verschiedenen Stellen des Tastorgans Mehrgewichte von 0,2—3,8 g, am Rücken z. B. beinahe eine Vervierfachung der ursprünglichen Reizgröſse dazu, um eine merkliche Steigerung der Empfindung hervorzubringen. Man kann indessen mit FICK [3] bezweifeln, ob die Versuchsmethode DOHRNS überhaupt geeignet ist, zuverlässige Resultate zu liefern. DOHRN legt das Hauptgewicht auf die zu prüfende Hautstelle und fügt solange Zusatzgewichte hinzu, bis eine Gewichtszunahme merklich wird. Es ist klar, daſs bei diesem Verfahren eine Ermüdung des empfindungvermittelnden Nervenapparats durch die kontinuierliche Reizung desselben nicht ausbleiben kann, folglich auch die Empfindlichkeit desselben direkt geschädigt wird. WEBER, FECHNER, und ebenso HERINGS Schüler verglichen dagegen die zu unterscheidenden Gewichte nacheinander und arbeiteten also mit nahezu intakten Nervenapparaten.

Die Feinheit des Unterscheidungsvermögens für verschiedene Druckgröſsen ist nicht gleich groſs an allen Stellen unsers ausgebreiteten Tastorganes. WEBER hat auch hierüber ausführliche Versuchsreihen angestellt, indem er teils von den zwei zu vergleichenden Gewichten das eine auf die eine Stelle, das andre auf die andre Stelle der Haut, teils beide Gewichte nacheinander zuerst an der einen Stelle, dann an der andren Stelle auflegte und verglich. Er fand, daſs an den Stellen der Haut, welche, wie wir unten sehen werden, durch feineren Raumsinn ausgezeichnet sind, vor allen an den Fingern, die Feinheit des Unterscheidungsvermögens von Druckgraden ebenfalls etwas weiter geht, als an Stellen, deren Raumsinn weniger fein ist, daſs aber die Unterschiede des Drucksinnes verschiedener Hautpartien bei weitem nicht so beträchtlich ausfallen, wie die des Raumsinnes.

Eine sehr ausführliche Versuchsreihe über diesen Punkt hat DOHRN angestellt, welche im allgemeinen den zuletzt ausgesprochenen Satz vollkommen bestätigt. Obschon die von ihm erhaltenen Zahlen wegen der oben erwähnten Mangelhaftigkeit seiner Methode absolut keinen Anspruch auf Genauigkeit erheben dürfen, wird denselben eine relative Bedeutung doch nicht abgesprochen werden können. Er bestimmte das Mehrgewicht, welches er anwenden muſste, um an den verschiedenen Hautstellen die von 1 g erzeugte Druckempfindung eben merklich zu steigern, und fand, daſs dieses Mehrgewicht im mittel aus zahlreichen Versuchen für die dritte Fingerphalanx 0,499 g, für die zweite 0,771, für die erste 0,820, für den Mittelfinger und kleinen Finger im Durchschnitt etwas mehr als für die übrigen Finger, für den Handrücken 1,156, für

[1] FECHNER, a. a. O. Bd. I. p. 199.
[2] DOHRN, *Ztschr. f. rat. Med.* 1860. III. R. Bd. X. p. 339.
[3] FICK, a. a. O. p. 53.

die Handvola 1,018, für den Vorderarm 1,990, für den Rücken seitlich vom Brustwirbel 3,8, über dem Sternum 3,0, für die Nabelgegend 3,5, für die Vorderfläche der Oberschenkel und die Kniescheibe 1,5, für den Unterschenkel 1,0, für den Fufsrücken 0,5 g u. s. f. betrug.

Von der zur Vergleichung zeitlich getrennter Empfindungen benutzten Fortdauer einer Druckempfindung in der Erinnerung nach dem Aufhören der äufseren Einwirkung ist die Thatsache, dafs jede Empfindung den äufseren Reiz um ein kleines Zeitteilchen überdauert, wirklich nach dem Aufhören des Druckes fortbesteht, streng zu unterscheiden. Im ersteren Falle dauert nicht der empfindungerweckende Nervenerregungszustand bis zum Eintritt des neuen fort; es erhält sich nur die Vorstellung von dem vergangenen Eindrucke, ohne dafs wir ahnen können, auf welchem Prozefs in unserm Seelenorgan diese Gedächtnisproduktion beruht, in welchem Verhältnis dieser fragliche Prozefs zu dem der reellen Empfindung zu Grunde liegenden Vorgange in den zentralen Endapparaten der betreffenden Tastnerven steht. Dafs die Erinnerung an eine Empfindung nicht auf Wiedererweckung jenes letzteren Vorganges selbst beruht, folgt daraus, dafs wir uns während der Erinnerung des nicht gedrückten Zustandes der entsprechenden Hautstelle bewufst werden. Die reelle Nachempfindung dagegen beruht auf der Fortdauer des Erregungszustandes der Tastnerven, welchen das drückende Gewicht selbst in deren Enden hervorruft. Ob diese Fortdauer der Nervenerregung auf dem Fortbestand äufserer Reizursachen beruht oder darauf, dafs die einmal in Thätigkeit versetzte Nervensubstanz selbst kraft des ihr innewohnenden Trägheitsmoments in dem erregten Zustande auch nach Verschwinden der erregenden Ursache verharrt, mufs unentschieden bleiben. Denn einerseits ist nicht zu bestreiten, dafs die gedrückten Hautteilchen nach Entfernung des drückenden Körpers wieder in ihre alte Ruhelage zurückkehren und vermöge ihrer Bewegung einen Reiz auf die zwischen ihnen befindlichen Nervenendapparate ausüben können; anderseits besitzen wir von andern Sinnesgebieten her, namentlich aus dem des Auges, Erfahrungen genug, welche keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, dafs ein einmal vorhandener Erregungszustand der Nervenmaterie auch nach gänzlichem Erlöschen des Reizes mit merklicher Intensität noch fortzubestehen pflegt.

Die Dauer der Nachempfindung des Druckes ist sehr klein; ihre Gröfse ist nicht genau bestimmbar. VALENTIN[1] hat eine Versuchsmethode angegeben, dieselbe ungefähr zu bestimmen. Hält man die Finger gegen den mit stumpfen Zähnen in regelmäfsigen Abständen besetzten Rand einer Drehscheibe, so empfindet man bei langsamer Drehung derselben jeden Zahn gesondert, jede Druckempfindung ist durch eine deutliche Pause, welche der Zeit, in welcher der Zwischen-

[1] VALENTIN, *Arch. f. physiol. Heilkunde.* 1852. Bd. XI. p. 438 u. 587, u. *Grundrifs d. Physiol. d. Menschen.* 4. Aufl. Braunschweig 1855. p. 679.

raum zwischen zwei Zähnen an der Tastfläche vorübergeht, entspricht, von der folgenden getrennt. Bei mehr und mehr beschleunigter Drehung grenzen die einzelnen Zahneindrücke näher und näher aneinander, bis sie endlich ohne Pause einander sich anschliefsen und der Zahnrand dem tastenden Finger völlig glatt erscheint. Es tritt dies Glättegefühl ein, wenn die Zeit zwischen den Eindrücken zweier sich folgender Zähne so klein geworden ist, dafs sie der Dauer der Nachempfindung gleich ist (nach VALENTIN unter $^1/_{640}$ Sek.).

Verschiedene Umstände vergröfsern und verkleinern nach VALENTINS ausführlichen Versuchsreihen diese Dauer. Er fand z. B., dafs dieselbe wächst, wenn die Epidermis der betreffenden Körperstelle in Wasser aufgequollen ist, oder wenn durch Umschnürung des betreffenden Fingers die Spitze infolge der Blutstockung turgesziert; dafs sie abnimmt, wenn ein fester Körper (dünnes, geöltes Papier) zwischen die Tastfläche und den Rand der Scheibe gebracht wird u. s. w. Hinzuzufügen wäre diesen Angaben, dafs auch die absolute Zeitdauer der Druckreize und ihr zeitliches Verhältnis zu den Reizpausen einen Einflufs auf die Dauer der Nachempfindung ausübt. Denn wir können mit unsrer Fingerspitze viel mehr als 640 Eindrücke in der Sekunde gesondert unterscheiden, vorausgesetzt dafs die Zeitdauer der Reize kurz und derjenigen der Reizpausen gleich ist. Ein solcher Fall tritt jedesmal ein, wenn man die tönenden Saiten eines Klaviers oder Monochords, besser noch die Saitenstege, mit dem Finger leise berührt. Die in regelmäfsigen Intervallen wiederkehrenden Schwingungen desselben werden von uns dann nicht blofs durch den Gehörssinn als Ton, sondern auch durch den Gefühlssinn als Vibration, d. h. als eine intermittierende Reizung unsrer Hautnerven wahrgenommen. Da nach v. WITTICH und GRUENHAGEN in Versuchen dieser Art noch 1506—1552, nicht, wie FUNKE angibt, höchstens nur 522 Schwingungen in der Sekunde ($\bar{c}$) ein deutliches Vibrationsgefühl verursachen, so folgt, dafs die Dauer der Nachempfindung für Druckreize unter den bezeichneten Umständen viel geringer als $^1/_{640}$ Sek. sein mufs, höchstens $^1/_{1506}$—$^1/_{1522}$ beträgt. In Versuchen mit diskontinuierlichen elektrischen Strömen von hinreichender Intensität fand GRUENHAGEN, dafs sogar 10000 Einzelreize in der Sekunde noch das Gefühl einer intermittierenden Erregung (auf der Zungenspitze) hervorrufen, also gesondert aufgefafst werden.[1]

Schliefslich noch einige Worte über eine Kategorie von Vorstellungen, welche sich regelmäfsig an die Druckempfindungen anschliefsen. Im gewöhnlichen Leben spricht man davon, dafs man die **Richtung**, in welcher ein Druck oder Zug gegen die Tastfläche ausgeübt wird, **empfinde**. Die Wahrnehmung der Richtung kann aber nie Inhalt einer Empfindung sein, ebensowenig beim Tast- als beim Gesichts- oder Gehörssinn, ebensowenig als die Objektivität der erregenden Ursache. Über die Art und Weise, wie wir zur **Vorstellung** der Richtung kommen, verdanken wir ebenfalls WEBERS Scharfsinn treffliche Aufklärungen.[2] Das Gemeingefühl der Muskeln und die durch Erfahrung gewonnene Kenntnis von der Bewegung unsrer Glieder belehrt uns über die Richtung der Kraft, welche eine Druckempfindung erzeugt, wie folgende Thatsachen

---

[1] FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1864. p. 45. — V. WITTICH u. GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 340. — GRUENHAGEN, ebenda. 1872. Bd. VI. p. 175

[2] E. H. WEBER, a. a. O. p. 542.

beweisen. Zieht uns jemand ungesehen an den Haaren, so erken
wir die Richtung des Zuges aus dem Gemeingefühl der Muske
welche der Drehung des Kopfes durch den Zug Widerstand leist
indem wir aus Erfahrung wissen, in welcher Richtung die Musk
den Kopf drehen müssen, um jener Bewegung Widerstand zu leist
Hält jemand unsern Kopf fest und verhindert die Verschiebu
der Haut, so hört das Vermögen, die Richtung des Zuges zu
stimmen, auf, weil mit der Bewegung des Kopfes und der H
auch die Gegenanstrengung der Muskeln ausbleibt.

Welchen Schatz geistiger Erkenntnis wir dem Drucksi
verdanken, hat Weber treffend bezeichnet: wir verdanken ihm u
dem Gemeingefühl der Muskeln den Begriff der Kraft, wir erhal
durch diese Mittel Kenntnis von unsern eignen bewegenden Kräf
und den äuſseren Kräften, welche der Bewegung Widerstand leist
Drücken wir mit einer Hand gegen die andre, so belehrt uns
Gemeingefühl der Muskeln von dem Grade der Anstrengung, wel
wir machen; die Druckempfindung in der gedrückten wie in
drückenden Hand zeigt uns unmittelbar die Wirkung der bewegen
Kraft, der einzige Fall, wo wir Wirkung und Ursache, Druck u
Kraft gleichzeitig empfinden und ihren ursächlichen Zusammenh
an uns selbst erkennen.

Die zweite hier zu beschreibende Gefühlsqualität des Tastsin
die Temperaturempfindung [1], wird durch besondere mit den frü
besprochenen „thermischen" Hautpunkten in Verbindung stehe
Wärme- und Kältenerven vermittelt und entsteht jedesmal da
wenn der unsre Haut in gleichmäſsigem Flusse durchsetze
Wärmestrom eine mehr weniger plötzliche sei es Beschleunigu
sei es Hemmung erfährt. Der erstere Fall tritt ein, wenn wir
Haut durch Berührung mit einem kälteren Körper Wärme entzieh
der zweite, wenn wir die Wärmebewegung eines höher temperier
Körpers auf sie übertragen und ihre eigne dadurch steigern. I
physikalischen Veränderungen, welche unter den genannten V
hältnissen die Hautteilchen erleiden, müssen geeignet sein, die
den letzteren eingehüllten Nervenapparate zu erregen und unmittel
also die Auslösung einer Temperaturempfindung herbeizuführ
Wird der im Temperaturgleichgewicht befindlichen und darum a
keine Temperaturempfindung vermittelnden Haut Wärme entzog
so entwickelt sich in uns das nicht weiter definierbare Gefühl
Kälte, wird ihr Wärmegrad irgendwie erhöht, das Gefühl
Wärme. In der Vorstellung objektivieren wir diese Empfindung
wie die Druckempfindungen, und glauben nicht die Temperat
veränderung unsrer Tastorgane, sondern unmittelbar Kälte u
Wärme als Eigenschaften der äuſseren Objekte zu empfinden.
wo wir uns bestimmt überzeugen, daſs kein äuſseres Objekt

[1] Vgl. E. H. Weber, a. a. O. p. 549. — E. Hering, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl.
II. Abth. Bd. LXXV. p. 101.

Ursache der Temperaturempfindung vorhanden ist, kommen wir zur Vorstellung des subjektiven Wärme- oder Kältegefühls. Berührt ein Körper unsre Haut, dessen Temperatur der natürlichen Hauttemperatur gleich ist, so entsteht gar keine Temperaturempfindung, weil der Zustand der Haut unverändert bleibt, weder jene positive noch jene negative Bewegung, welche bei der Wärmezufuhr und Wärmeentziehung den Nervenreiz für die positive Wärme- und die negative Kälteempfindung abgibt, eingeleitet wird. Wir können auch hier die Natur dieses fraglichen Bewegungsvorganges, welcher den inneren Sinnesreiz bildet, nicht bestimmen, dürfen eine Bewegung aber sicher voraussetzen, da die Physik uns lehrt, daſs Wärmeerhöhung mit Expansion, Wärmeerniedrigung mit Volumenabnahme der Körper verbunden ist.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, daſs unser Temperatursinn nur in beschränktem Maſse ein Thermometer ist. Er belehrt uns nicht über den absoluten Wärmegrad eines Objektes, sondern zunächst nur darüber, ob es wärmer oder kälter ist als unser Tastorgan; die von verschiedenen Variablen abhängige Temperatur des Tastorganes bildet den Nullpunkt unsers subjektiven Thermometers, indem sie gar keine Empfindung erzeugt. Es ist ferner hervorzuheben, daſs, während die Quecksilbersäule auf bestimmter Höhe bei gleichbleibender Temperatur verharrt, und diese Höhe für uns das Maſs abgibt unser Tastthermometer uns nur die Veränderung der Hauttemperatur, das Steigen und Sinken, nicht aber einen bestimmten konstanten Temperaturgrad anzeigt. Nur so lange dauert die Empfindung der Kälte, als der Ausgleichungsprozeſs zwischen dem kalten äuſseren Objekt und der wärmeren Haut dauert; sobald Ruhe und Temperaturgleichheit auf beiden Seiten eingetreten ist, hört die Empfindung auf. Verweilen wir in kalter Luft, so hält das Kältegefühl an, solange wir darin verweilen; aber nicht weil die Haut einen bestimmten Kältegrad angenommen, den wir empfinden, sondern weil der Ausgleichungsprozeſs fortdauert, die fortwährend aufs neue vom Blute der Tastfläche zugeführte Wärme kontinuierlich an das äuſsere kalte Medium abgegeben wird. Tauchen wir die Hand in eine kleine Quantität Wasser von + 10°, so empfinden wir Kälte, solange das Wasser der wärmeren Haut Wärme entzieht, die Empfindung wird Null, sobald das Wasser durch diese Entziehung auf gleiche Temperatur mit der Haut gebracht ist. Es ist allerdings zu verschiedenen Malen behauptet worden, daſs auch nach beendigter Ausgleichung der Temperatur zwischen Haut und äuſserem Medium eine konstante hohe oder niedrige Hauttemperatur Wärme- oder Kältegefühl veranlasse; indessen ist von niemand nachgewiesen worden, daſs in einem solchen Fall, wenn wir z. B. in heiſser Luft anhaltende Wärmeempfindung haben, wirklich in unserm Tastorgan keine Temperaturausgleichungsbewegung stattfindet. Unser Tastthermometer ist in mehrfacher Beziehung unzuverlässig, es entspricht keineswegs

derselben Gröſse des objektiven Wärmereizes stets dieselbe Temperatur empfindungsintensität. Dieselbe äuſsere Temperatur kann unter ver schiedenen Umständen das Gefühl gröſserer oder geringerer Wärm veranlassen, ja bald eine Wärme-, bald eine Kälteempfindung. Zum Teil erklärt sich die erwähnte Eigentümlichkeit unsers Empfindungs organs daraus, daſs die Intensität der in ihm ablaufenden Erregungs vorgänge nicht nur von der absoluten Gröſse sondern auch von de Schnelligkeit der objektiven Wärmeschwankung abhängt. Ein Kugel von Eisen und eine von Holz erzeugen bei gleicher Temperatu sehr verschiedene Temperaturempfindung, und zwar erscheint un die erstere stets beträchtlich kälter als die letztere. Dies komm aber lediglich daher, weil das Eisen ein guter Wärmeleiter ist und deshalb auch andern Körpern weit schneller Wärme entzieht al ein schlechter Wärmeleiter wie das Holz. Ein zweiter Grund fü die Veränderlichkeit der Empfindung liegt in der wechselnden Gröſs der Hauttemperatur selbst, mit jeder Veränderung derselben durc vermehrte oder verminderte Zufuhr von innen oder dauernde be trächtliche Aufnahme oder Ableitung nach auſsen, wird der Null punkt unsers Tastthermometers, von welchem aus wir das Plus und Minus als Wärme und Kälte beurteilen, verrückt. Dies beweist sehr schön folgender Versuch von WEBER. Taucht man die Hand eine Zeitlang in Wasser von + 10° C, und darauf in Wasser von + 20° C., so erzeugt letzteres anfangs Wärmegefühl, welches abe bald in anhaltendes Kältegefühl übergeht. Das Wasser von + 10° hat die Temperatur der Haut herabgesetzt, so daſs dieselbe von dem Wasser von + 20° anfangs Wärme aufnimmt; da aber die Tem peratur des Blutes + 37° C. beträgt, so tritt sehr bald ein Punkt ein, wo das Wasser von + 20° der von innen erwärmten Haut Wärme zu entziehen und mithin Kälteempfindung zu erzeugen beginnt.

Lassen wir nacheinander Temperaturen von verschiedener Höhe auf dieselbe Tastfläche einwirken, so steigt und sinkt die Intensität der Empfindung mit der Temperaturhöhe; allein wie bei den Druck empfindungen haben wir auch für die Wärme- und Kälteempfindungen keine direkte Skala, an der wir absolute Empfindungsgröſsen ablesen könnten. Eine Wärmeempfindung erscheint uns intensiver oder schwächer als die andre, aber nicht etwa doppelt oder halb so groſs. Nach WEBERS Versuchen sind wir vermöge des Temperatur sinnes imstande, sehr geringe Temperaturdifferenzen aufzufassen, und zwar auch hier am besten, wenn wir die zu vergleichenden Tem peraturen nacheinander auf dieselbe Tastfläche, anstatt gleichzeitig auf verschiedene einwirken lassen. In letzterem Fall verschmelzen zwei differente Wärmeeindrücke um so leichter zu einem, je näher die beiden Prüfungsstellen der Haut aneinander liegen. Wir prüfen die Feinheit des Temperatursinnes nach denselben Prinzipien, wie die Feinheit des Drucksinnes nach WEBERS Methode der „eben merklichen Unterschiede“ so, daſs wir nacheinander den Finge

z. B. in Wasser von verschiedener Temperatur tauchen und sehen, wie klein wir die Temperaturdifferenz machen können, ehe wir aus der Temperaturempfindung das Wärmere nicht mehr vom Kälteren unterscheiden können. Von Wichtigkeit ist dabei, daſs wir den Finger bei der Vergleichung jedesmal gleich tief eintauchen, eine Oberfläche von derselben Gröſse dem Wärmereiz aussetzen, da WEBER gefunden hat, daſs die Intensität der Empfindung mit der Gröſse der Tastfläche, auf welcher sie erregt wird, in geringem Grade zu- und abnimmt. Tauchen wir in dasselbe Wasser einen Finger der einen Hand und die ganze andre Hand, so ist die Wärme- oder Kälteempfindung an der ganzen Hand intensiver, als an dem Finger, das Wasser erscheint der Hand wärmer oder kälter als dem Finger. Es scheint hieraus hervorzugehen, daſs die von den verschiedenen Empfindungsfasern vermittelten Temperatureindrücke sich in gewissem Grade verstärken, daſs also auch die Zahl der gereizten Fasern in gewissem Grade die Intensität des Reizes bestimmt. Die Feinheit des Unterscheidungsvermögens für Temperaturdifferenzen ist sehr groſs: WEBER fand, daſs die meisten Menschen mit dem Finger Temperaturdifferenzen von $^2/_5{}^0$, unter Umständen aber auch $^1/_5$ oder $^1/_6{}^0$ noch sicher aufzufassen imstande sind.

Spätere Beobachter haben indessen noch weit höhere Grade von Feinheit des Temperatursinnes gefunden und die Möglichkeit einer weiteren Verfeinerung desselben durch Übung (ALSBERG[1]) konstatiert. LINDEMANN[2] konnte, wenn die verglichenen Temperaturen in der Nähe der Blutwärme lagen, noch Differenzen von 0,05° C. deutlich auffassen, FECHNER[3] fand bei Temperaturen zwischen 10 und 20° R. eine so hohe Empfindlichkeit für Differenzen, daſs sich die Grenze der Feinheit gar nicht bestimmen lieſs.

Die an diese Beobachtungen sich anschlieſsende Frage, in wie weit das WEBERsche Gesetz etwa für den Temperatursinn zur Geltung kommt, ob vielleicht in diesem Empfindungsgebiete die wirklichen Unterschiede zweier eben merklich verschieden erscheinender Reizgröſsen in direktem Verhältnis mit der absoluten Gröſse der letztern wachsen, bei intensiveren Temperaturempfindungen aber erst gröſsere Differenzen der Wärmezufuhr merklich werden als bei solchen von geringerer Stärke, ist noch nicht spruchreif.[4] Da unserm Tastthermometer ein absoluter Nullpunkt fehlt, von welchem aus die Temperaturdifferenzen gerechnet werden könnten, so wird ein solcher in derjenigen Temperatur angenommen, welche in uns weder den Eindruck von Kälte noch von Wärme hervorruft. FECHNER bestimmt dieselbe auf 14,77 R. und findet unter dieser Voraussetzung, daſs sich das fragliche Gesetz innerhalb gewisser Grenzen

[1] ALSBERG, *Unters. üb. d. Raum- u. Temperatursinn bei versch. Graden d. Blutzufuhr.* Dissert. Marburg 1863.
[2] LINDEMANN, *De sensu caloris.* Diss. Halle 1857.
[3] FECHNER, *Elem. d. Psychophysik.* Bd. I. p. 202.
[4] FECHNER, *In Sachen d. Psychophysik.* Leipzig 1877. p. 165.

mittlerer Temperaturen bewährt, entschieden aber nicht bei sehr kalten und sehr heifsen Temperaturen. Abgesehen davon jedoch, dafs WEBER selbst keinen erheblichen Einflufs der absoluten Temperaturhöhe auf die Feinheit des Wärmesinns bemerken konnte, ist auch die Zulässigkeit des von FECHNER gewählten Nullpunktes keineswegs als erwiesen anzusehen. Im Gegenteil ist auf Grund späterer Nachprüfungen[1] eher anzunehmen, dafs derselbe viel höher, in der Nähe der menschlichen Bluttemperatur zwischen 27 und 33° C., gesucht werden müsse, da gerade innerhalb dieser Temperaturgrade die kleinsten Temperaturdifferenzen wahrgenommen werden, womit die von andrer Seite[2] ermittelte Thatsache gut übereinstimmt, dafs jede merkliche Veränderung der Normaltemperatur unsrer Haut die Temperaturempfindlichkeit derselben herabsetzt.

Schliefslich bleibt noch zu erwähnen, dafs die Feinheit des Wärmesinnes wie diejenige des Drucksinnes, nicht in allen Hautteilen gleich grofs ist.

Die Ursachen der übrigens nicht erheblichen Unterschiede, welche WEBER genauer festgestellt hat, sind in mehreren Verhältnissen zu suchen: erstens in den Nerven, und zwar kommt hier ebensowohl die Zahl der in einer Hautpartie von bestimmter Gröfse endigenden Nerven, d. h. der thermischen oder thermoästhetischen Punkte, als auch die Beschaffenheit der unbekannten Einrichtungen, welche sie zur Aufnahme von Temperatureindrücken fähig machen, in Betracht; zweitens aber ist die Dicke der Epidermis, welche die Nervenenden von dem äufseren Wärmereiz trennt, von erheblichem Einflufs. Je dünner die Epidermis, desto eher, desto intensiver kann ein Wärmeeindruck von aufsen das Nervenende erreichen und erregen. Taucht man die ganze Hand in kaltes Wasser, so entsteht das Kältegefühl zuerst auf dem Rücken der Hand, weit später erst in der mit dickerer Epidermis überzogenen Hohlhand, erreicht hier aber eine gröfsere Intensität, sei es weil die Zahl der Nervenenden hier gröfser als am Handrücken ist, sei es weil die Sinnesorgane für die Temperaturempfindung hier ausgebildeter sind. Den feinsten Temperatursinn besitzt nach WEBER die zarte Haut des Gesichts und zwar besonders diejenige der Augenlider und Wangen, ferner die Zunge; WEBER fand ferner, dafs alle in der Mittellinie des Gesichts, der Brust, des Bauches und des Rückens befindlichen Hautpartien einen stumpferen Temperatursinn als die seitlich gelegenen besitzen, so z. B. schon die Nasenspitze einen stumpferen als die Nasenflügel. Gewisse Momente erhöhen, andre erniedrigen die Feinheit des Temperatursinnes; so beobachtete ALSBERG eine Abstumpfung desselben bei künstlich herbeigeführter Hyperämie der Haut, eine Verfeinerung bei Anämie, ohne eine bestimmte Erklärung der Wirksamkeit dieser Umstände geben zu können.

Mit jeder Druck- und Temperaturempfindung verbindet sich regelmäfsig eine Ortswahrnehmung. Unter normalen Verhältnissen wissen wir daher meist mit grofser Genauigkeit die Stelle des Tastorgans anzugeben, welche vom Sinnesreiz betroffen wurde, sind imstande zwei qualitativ und quantitativ gleiche Reize, welche gleichzeitig auf verschiedene Teile der Haut treffen, als räumlich getrennt zu erkennen und uns bei der gleichzeitigen

[1] NOTHNAGEL, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* 1866. Bd. II. p. 284. — EULENBURG, *Ctrbl f. d. med. Wiss.* 1884. p. 561.
[2] GOLDSCHEIDER, *Monatshefte f. prakt. Dermatologie.* 1884. Bd. III. p. 236.

regung einer Menge nebeneinander liegender empfindlichen Punkte ne Vorstellung von der geometrischen Gestalt der gereizten stfläche zu verschaffen. Die Wahrnehmung des Ortes ist unabngig von der Qualität des Reizes und der von ihm ausgelösten npfindung, beruht also nicht auf einer dritten besonderen Emndungsqualität neben den spezifischen Druck- und Temperaturpfindungen. Man hat das Vermögen des Tastorgans, die von ihm rmittelten psychischen Eindrücke zu lokalisieren, kurz als Ortsnn[1] bezeichnet, zweckmäfsiger dürfte es jedoch sein statt dessen n Ausdruck Raumsinn durchzuführen. Unsre Aufgabe ist zu tersuchen, auf welche Weise die Wahrnehmung des Orts zunde kommt.

Es liegt auf der Hand, dafs die lokalen Verhältnisse der Tastrvenfasern an sich nicht die Ortswahrnehmung bedingen können, h. dafs eine Nervenfaser nicht dadurch, dafs sie vom Beine oder rme aus zum Zentrum geht, die Empfindung des gedrückten oder wärmten Beines oder Armes hervorrufen kann, ebensowenig als B. ein Draht des elektrischen Telegraphen dadurch, dafs er von nem bestimmten Orte ausgeht, die Herkunft einer Nachricht verten kann. Die Seele kann unter keinen Umständen die Richtung, welcher eine Nervenerregung ankommt, empfinden, sie empfindet ts nur den Effekt, den diese Erregung in den zentralen Endparaten der Sinnesnerven erzeugt. Die Möglichkeit, dafs aus verhiedenen Richtungen ankommende Erregungszustände in der Seele it Hilfe anderweitiger Erfahrungen die Vorstellung der verhiedenen peripherischen Ausgangspunkte der Erregung erwecken nnen, kann nur dadurch gegeben sein, dafs die Effekte jener ervenerregung bei verschiedenen Bahnen etwas andre sind, dafs n gleicher Reiz zwei etwas abweichende Empfindungsvorgänge erugt, wenn er von einem Finger, und wenn er vom Fufse kommt. iese qualitativen Empfindungsdifferenzen auf räumliche Verschiedeniten der Einwirkung des Reizes zu beziehen, und somit aus der ualität einer gegebenen Empfindung den Ort der Reizung zu erennen, ist das Resultat eines aus Tastempfindungen, Gesichtspfindungen und Muskelgefühlen kombinierten Urteils, welches die ele erst allmählich bilden lernt. Die Frage, wie dieses Urteil enteht, worin zunächst die Verschiedenheiten der an verschiedenen rten erregten Empfindungen, welche die Grundbedingungen der umlichen Auslegung der Tastempfindungen sind, bestehen mögen, t am ausführlichsten und scharfsinnigsten LOTZE beleuchtet. Er zeichnet jene hypothetische eigentümliche Färbung, welche jede mpfindung vermöge des Ortes ihrer Erregung erhält, mit dem Namen des okalzeichens; es besteht dasselbe aus einem für jede Stelle der

[1] Vgl. E. H. WEBER, *Annotationes anatom. et physiol.* Leipzig 1834. p. 48 u. 145. — WAGNERS *Hdwrtbch.*, a. a. O. p. 524. — W. WUNDT, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1858. Bd. IV, 229.

Tastnervenendigung konstanten Modus eines Nervenerregungsprozesses, welcher neben dem für alle Stellen gleichen Nervenprozeſs der Temperatur- oder Druckempfindung einherläuft und jeder Empfindung ihren Platz in dem Raumbilde unsrer Körperoberfläche, welches in der Vorstellung sich gebildet hat, anweist. Eine gleichzeitige Erregung mehrerer sensiblen Punkte der Haut durch gleichen Reiz erregt eine vielfache extensive Empfindung, nicht eine als Summe der einzelnen verschmolzene intensive Empfindung, weil die gleiche Qualität aller einzelnen von verschiedenen Lokalzeichen begleitet und die Seele durch diese veranlaſst wird, die Einzelempfindungen auseinanderzuhalten. Das Vermögen Raumvorstellungen zu bilden wohnt der Seele a priori inne, und sie kann also nicht umhin ihre Empfindungen nach der Kategorie des Raumes auszulegen; jene Lokalzeichen bringen die Seele nur zur Anwendung dieses ihr angeborenen Vermögens bei den Tastempfindungen. Es fragt sich nur, welche Beschaffenheit die Lokalzeichen haben müssen, damit die Seele nicht allein zwei Empfindungen auseinanderhalten, sondern auch ihre relative Lage im Raume, ihren Abstand wahrnehmen, zur Erkenntnis der geometrischen Verhältnisse mehrerer gleichzeitig gereizter Hautpunkte zueinander gelangen kann. Um diesem Zweck zu genügen, müssen die Lokalzeichen ein geordnetes System untereinander vergleichbarer Glieder bilden. Die Hautnerven allein sind nicht imstande, ihre Erregungszustände bei Tasteindrücken mit Lokalzeichen, welche ein solches System bildeten, zu versehen; wiederum ist es hier vor allem das Gemeinfühl der Muskeln, welches dem Tastsinn helfend zur Seite steht, welches die Seele räumliche Vorstellungen mit den einfachen Tastempfindungen verknüpfen lehrt. Dadurch daſs unsre Tastorgane beweglich sind, daſs wir eines gegen das andre bewegen können, gelangen wir dazu, uns über die geometrische Anordnung unsrer sensiblen Punkte zu orientieren. Bewegen wir eine Fingerspitze auf der Volarfläche der einen Hand hin und her, so erhält letztere eine Reihe successiv aufeinander folgender Empfindungen, welche, wie jeder an sich selbst erfahren kann, untereinander nicht völlig gleich sind, sondern etwas verschiedene Färbung haben. Mit jeder bestimmten Bahn des Fingers und dem damit verknüpften Anstrengungsgefühl der bewegenden Muskeln verknüpft sich eine bestimmte unter denselben Verhältnissen wiederkehrende Empfindungsreihe; auf diese Weise lernen wir die Lage jedes durch ein der Erinnerung eingeprägtes Lokalzeichen charakterisierten sensiblen Punktes der Haut, sein geometrisches Verhältnis zu andern benachbarten und entfernteren Punkten kennen, so daſs in der Vorstellung die ganze Tastoberfläche der Haut wie eine bunte Mosaik von besonders gefärbten Einzelempfindungen erscheint, nach welchem Modell wir jede Tastempfindung, ohne die Glieder zu bewegen, ohne Mithilfe des Auges sogar, in die Stelle des Raumbildes unsers Körpers versetzen, welcher sie ihrer Lokalfärbung nach angehört.

Freilich müssen wir hinzufügen, daſs das Muskelgefühl unmittelbar und an sich jene Belehrung nicht gibt. Das Muskelgefühl ist ursprünglich auch nur eine Empfindung, welche wir erst auslegen lernen müssen; ebensowenig wie die Objektivität eines Tastreizes Inhalt der Empfindung ist, kann die Bewegung von bestimmter Gröſse und Richtung, welche die Muskeln eines Gliedes ausführen, Inhalt des zum Bewuſstsein kommenden Muskelgefühls sein. Wir müssen zuvor durch Beobachtung mit andern Sinnen, und zwar mit Tastsinn und Gesichtssinn gemeinschaftlich, die Bewegung, welche ein Muskelgefühl von bestimmter Qualität veranlaſst, kennen lernen, ehe wir imstande sind, jedes Muskelgefühl ohne Hilfe jener Sinne im Moment seiner Entstehung zu deuten, in jedem Moment aus dem Muskelgefühl, auf welches wir die Aufmerksamkeit richten, die Stellung unsrer Tastflächen, ihren gegenseitigen Abstand zu erkennen.

Wir haben bisher von sensiblen Punkten im allgemeinen, welche wir bei gleichzeitiger Erregung räumlich getrennt wahrnehmen können, gesprochen, es ist indessen das Vermögen des Tastsinnes, genaue Vorstellungen von dem durch Temperatur- und Druckeinwirkungen gereizten Ort der Haut zu bilden, nicht unbegrenzt. E. H. Weber hat durch eine geistreich ersonnene Versuchsmethode, welche im Prinzip der Messungsmethode der Feinheit des Druck- und Temperatursinnes analog ist, gezeigt, daſs die Feinheit des Raumsinnes eine gewisse, an verschiedenen Stellen der Haut verschiedene Grenze hat, d. h. daſs zwei gleichzeitige und gleiche Tasteindrücke nur bis zu einem gewissen Abstand einander genähert werden dürfen, wenn wir sie gesondert wahrnehmen sollen, während sie bei gröſserer Annäherung nur eine einfache Empfindung erzeugen, daſs z. B. an der Fingerspitze zwei Eindrücke einfach empfunden werden, wenn sie näher als eine Linie aneinander rücken, in der Haut des Oberarmes und Oberschenkels dagegen schon, wenn sie innerhalb einer Distanz von 30‴ die Haut treffen.

Die Webersche Versuchsmethode und ihre Ergebnisse sind kurz folgende. Berührt man bei einer unbefangenen Person, deren Augen verschlossen sind, gleichzeitig mit den beiden abgestumpften Spitzen eines Zirkels die Haut, so wird die Person je nach der berührten Stelle der Haut und der Öffnung des Zirkels bald eine einfache, bald eine doppelte Empfindung erhalten. Weber stellte für alle Teile des Tastorganes fest, wie weit die Zirkelspitzen einander genähert werden können, ohne daſs beide Eindrücke zu einer einfachen Empfindung verschmelzen, und erhielt auf diese Weise eine Skala der Feinheit des Raumsinnes für die verschiedenen Stellen der Haut. Es ergab sich, daſs den feinsten Raumsinn die Zungenspitze besitzt, von welcher die beiden Zirkelspitzen noch gesondert empfunden werden, wenn ihr gegenseitiger Abstand nur $1/2$ Par. Linie beträgt; der Zungenspitze am nächsten steht die Volarseite der letzten Fingerglieder, auf welcher die Zirkelspitzen noch bei 1‴ Abstand doppelte Empfindung hervorrufen, während bei den roten Lippen und der Volarseite des zweiten Fingergliedes die Grenze der gesonderten Wahrnehmung bei 2‴, am dritten Fingerglied und der Nasenspitze bei 3‴ liegt u. s. f. In der Weberschen Tabelle folgen den genannten Teilen die übrigen Teile des Tast-

organes in bezug auf die Feinheit des Raumsinnes in folgender absteigender Ordnung: Zungenrücken 1‴ von der Spitze entfernt, der nicht rote Teil der Lippen, Metacarpus des Daumens (4‴ Grenzabstand der Zirkelspitzen); Plantarseite des letzten Gliedes der grofsen Zehe, Rückenseite des zweiten Fingergliedes, Wangen, Augenlider (5‴); harter Gaumen (6‴); Haut auf dem vorderen Teile des Jochbeins, Plantarseite des Mittelfufsknochens der grofsen Zehe, Dorsalseite des ersten Fingergliedes (7‴); Rückenseite der *capit. oss. metacarpi* (8‴); innere Oberfläche der Lippen (9‴); Haut auf dem hinteren Teile des Jochbeins, unterer Teil der Stirn, Ferse (10‴); behaarter unterer Teil des Hinterhauptes (12‴); Handrücken (14‴); Hals unter dem Kinn, Scheitel (15‴); Kniescheibe (16‴); Kreuzbein, Gesäfs, Unterarm und Unterschenkel, Fufsrücken (18‴); Brustbein (20‴); Mittellinie des Rückens (24—30‴); Mitte des Oberarmes und Oberschenkels (30‴).

Die letztgenannten Hautteile, Rücken, Oberarm und Oberschenkel, besitzen den stumpfesten Raumsinn, sind deshalb die schlechtesten Tastorgane, während der feinste Raumsinn den Teilen zukommt, welche durch ihre Lage, Beweglichkeit und ihre Rolle bei anderweitigen Verrichtungen am brauchbarsten und notwendigsten zu feinen Tastoperationen sind. VIERORDT [1] glaubt diese Erfahrung sogar in Form eines Gesetzes ausdrücken zu dürfen, wonach die Feinheit des Raumsinns in direktem Verhältnis zu der Exkursionsweite der Körperteile stünde. Setzt man die Zirkelspitzen bei gleichbleibender Öffnung nacheinander auf verschiedene Teile der Haut, welche verschiedene Stellungen in obiger Skala einnehmen, so erscheint uns der Abstand der Spitzen um so beträchtlicher, je feiner der Raumsinn der Stelle ist, an welcher sie aufgesetzt werden. Setzt man z. B. die Spitzen mit einem Abstand von $^{3}/_{4}$″ senkrecht übereinander dicht vor dem Ohre auf und bewegt sodann den Zirkel bei unveränderter Öffnung über die Gesichtshaut hin nach den Lippen und über diese hinweg bis zum andren Ohre, so scheint uns der Abstand der Spitzen zu wachsen, je mehr wir uns den Lippen nähern, erscheint am gröfsten, wenn die Spitzen die Mitte der Ober- und Unterlippe berühren, nimmt wieder ab, je mehr wir sie jenseits dem Ohre nähern, in dessen Nähe entweder nur ein einfacher Eindruck, oder die Spitzen scheinbar dicht übereinander empfunden werden. Es scheinen also bei diesem Versuche die Zirkelspitzen nicht zwei parallele Bahnen über die Gesichtshaut hinweg zu beschreiben, wie doch in Wirklichkeit der Fall ist, sondern bis zur Hälfte der Bahn divergierend auseinanderzuweichen, von da an wieder zu konvergieren. Setzt man den Zirkel bei 6‴ Spitzenabstand quer auf die Haut des Unterarmes und bewegt ihn nach abwärts über die Hohlhand bis zur Fingerspitze, so scheint derselbe anfangs eine einfache Linie zu beschreiben, welche sich auf der Hand in zwei scheinbar mehr und mehr divergierende Schenkel teilt.

[1] VIERORDT, PFLUEGERS *Archiv.* 1869. Bd. II. p. 297; *Ztschr. f. Biologie.* 1870. Bd. VI. p. 53. — R. KOTTENKAMP u. H. ULLRICH, ebenda, p. 37. — PAULUS, ebenda. 1871. Bd. VII. p. 237. — RICKER, ebenda. 1873. Bd. IX. p. 95; 1874. Bd. X. p. 177. — HARTMANN, ebenda. 1875. Bd. XI. p. 79. — Vgl. dagegen KLUG. *Arch. f. Physiol.* 1877. p. 275.

Von grofser Wichtigkeit für die Deutung dieser Thatsachen d gewisse Beobachtungen von Volkmann, welche beweisen, dafs kleinste wahrnehmbare Distanz zweier Eindrücke für eine timmte Hautstelle nicht allein bei verschiedenen Personen verieden, sondern auch bei einer und derselben Person eine wechnde Gröfse ist, dafs insbesondere die Übung diese Distanz in r kurzer Zeit sehr beträchtlich verkleinern kann. Schon vor lkmann hatte Czermak den Satz aufgestellt, dafs Konzentration Aufmerksamkeit und Übung des Tastsinnes das Wahrnehmungsmögen für kleine Distanzen gleichzeitiger Eindrücke schärfen ne, und hatte auf dieses Moment die von ihm konstatierte Thathe, dafs bei Blinden die Grenzabstände der Zirkelspitzen viel iner ausfallen als bei Sehenden, zurückgeführt.

Die Beobachtungen Volkmanns über die Verfeinerung des Raumnes der Haut durch Übung sind aufserordentlich interessant und überhend. Volkmann ermittelte für eine Anzahl verschiedener Hautstellen in immter Reihenfolge die kleinste Distanz der Zirkelspitzen, bei welcher eben h ein doppelter Eindruck bei gröfster Aufmerksamkeit wahrnehmbar war, em er von einem gewissen grofsen Abstand der Spitzen, bei welchem lizität des Eindrucks sicher war, ausgehend denselben so lange verkleinerte, der Eindruck entschieden einfach war, und dann wieder vorsichtig verserte, bis die Duplizität bei grofser Aufmerksamkeit wieder erkannt, oder igstens eben so oft erkannt als verkannt wurde.[1] Nachdem auf diese Weise ittelbar hintereinander gewisse Abstände für 6 Hautstellen festgestellt en, wurde ohne Pause die Versuchsreihe von vorn angefangen, aber in ekehrter Ordnung, zuerst für die 6., zuletzt für die 1. Stelle die kleinste tanz gesucht, dann abermals die ganze Reihe wieder in aufsteigender Ordnung, n wieder in absteigender und so fort wiederholt. Wurden sodann die für e einzelne Hautstelle in den verschiedenen Reihen ermittelten kleinsten tanzen untereinander verglichen, so ergab sich konstant eine Verkleinerung rselben mit jeder neuen Versuchsreihe. War z. B. in der ersten he die kleinste Distanz für die Volarseite einer Fingerspitze = 1''' gefunden, war dieselbe auf der 4. Reihe auf 0,8''', in der 6. Reihe auf 0,7''', in der Reihe auf 0,6''' herabgesunken, hatte sich also bei fortgesetzter Übung erhalb weniger Stunden auf die Hälfte reduziert. Andre Hautstellen gaben h viel erheblichere Differenzen; an der Volarseite der Hand war in derselben rsuchsreihe die kleinste wahrnehmbare Distanz von 8''' auf 2''' gesunken, der umsinn also um das vierfache verfeinert. Bei verschiedenen Personen war Gröfse, um welche *ceteris paribus* die kleinste wahrnehmbare Distanz durch ung abnahm, ebenso verschieden wie bei derselben Person an verschiedenen llen des Tastorganes. Analoges ergaben Parallelversuche mit dem Raumsinn Auges, welcher ebenfalls durch Übung verfeinert wird, aber bei einer son mehr als bei einer andren, sehr wenig bei solchen Personen, bei denen Auffassungsvermögen des Auges für kleine Distanzen schon sehr geübt Entsprechend sind es die schon am meisten geübten Personen und Teile Tastorganes, welche den relativ geringsten Gewinn von einer solchen einligen kontinuierlichen Übungsperiode, wie sie die beschriebenen Versuchshen darstellen, haben. Volkmann macht die interessante Bemerkung, dafs Gang der Übungserfolge in allen Sinnesgebieten ein nahezu übereinstimmender graphisch dargestellt in Form einer Kurve erscheine, welche anfangs langsam, n plötzlich steil von der Abscissenachse (Übungsdauer) sich erhebend, darauf

[1] Volkmann, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1858. Bd. X. p. 38.

wieder sehr langsam steigend, endlich keine Erhebung oder gar eine Senkung zeigt; mit Worten: bei jeder Übung zeigt sich im Anfange ein langsamer, dann ein rascher, hierauf wieder ein langsamer Fortschritt in der geübten Thätigkeit, endlich Stillstand oder gar Rückschritt. So auch nach VOLKMANN beim Raumsinn; die von ihm auf Grund seiner Übungszahlen konstruierten Kurven zeigen die beschriebene Form; ungeübte Teile des Tastorgans liefern die ganze Kurve, bei geübten Teilen oder geübten Personen fehlt der Anfangsteil der Kurve in geringerer oder gröfserer Ausdehnung. Die durch eine solche einmalige Übungsperiode gewonnene Verfeinerung des Raumsinnes ist keine bleibende; jede Pause der Nichtübung erniedrigt ihrer Dauer entsprechend die Ordinaten, welche die Feinheit messen. Liegen Monate zwischen solchen Übungen, so ist bei der zweiten die im Anfang erkennbare kleinste Distanz wieder ebenso grofs, als zu Anfang der ersten. VOLKMANN überzeugte sich übrigens bei seinen Versuchen, dafs ein bestimmter Wert für die unter gegebenen Verhältnissen wahrnehmbare kleinste Distanz nicht aufzustellen ist. Nimmt man den Abstand der Zirkelspitzen, welcher ausnahmslos eine Doppelempfindung erzeugt, so hat man sich für einen zu grofsen Wert entschieden, da auch noch kleinere Abstände, wenn schon häufig verkannt, doch öfters ganz richtig aufgefafst werden, freilich um so seltener, je mehr sie sich von der zuerst bezeichneten Gröfse entfernen. Von der Fingerspitze z. B. können sowohl Distanzen von 0,5''' als auch solche von 0,9''' erkannt und verkannt werden. Um dennoch eine bestimmte Zahl als Mafs für die Feinheit der Empfindung angeben zu können, ermittelte VOLKMANN, welche Distanz bei einer gröfseren Anzahl von Versuchen ebenso oft richtig als Doppeleindruck erkannt als verkannt wird, d. h. bei welcher die Zahl der falschen Beobachtungen 50% der Versuchszahl ausmacht, und bezeichnet die so gewonnene Gröfse als die wahrscheinlich erkennbare Distanz. Für bestimmte Hautstellen und bestimmte kleine Distanzen sinkt die Fehlerzahl mit der Übung beträchtlich. So wurde in einer Versuchsreihe nach VOLKMANN von der Fingerspitze die Distanz von 0,5''' in der ersten Reihe in 25 Versuchen 24 mal verkannt, in der zweiten Reihe ebenso oft, in der vierten 21 mal, in der fünften nur 5 mal, in der zehnten nur 3 mal. Dieses Beispiel versinnlicht nicht nur den Erfolg der Übung überhaupt, sondern auch die vorhin besprochene Form der Übungskurve. Noch ein Resultat von höchstem Interesse heben wir aus VOLKMANNS Untersuchungen heraus. Prüft man zu Anfang einer Übungsperiode die Feinheit des Raumsinnes an zwei symmetrischen Hautstellen, z. B. zwei entsprechenden Fingerspitzen beider Hände, findet sie gleich grofs, und führt dann die Übung nur an der einen, z. B. der linken Fingerspitze durch, so ergibt sich, dafs sich in gleicher Weise der Raumsinn der rechten, nichtgeübten Fingerspitze mit verfeinert hat. So fand VOLKMANN zu Anfang einer Übungsperiode die kleinste Distanz für die linke Fingerspitze = 0,75''', für die rechte = 0,85'''; setzte er dann ausschliefslich an der linken die Übung so lange fort, bis die Distanz auf 0,45''' gesunken war, so ergab die Prüfung der rechten Fingerspitze diese Distanz ebenfalls auf 0,4''' herabgesetzt. In weit geringerem Grade findet eine solche Mitübung bei andern nicht symmetrischen Hautpartien statt, und zwar nur bei solchen, welche in der Nachbarschaft der geübten liegen, gar keine merkliche bei entfernten. Ein interessantes Analogon für die von VOLKMANN beobachtete Mitübung symmetrischer Hautpartien bietet die folgende von E. H. WEBER mitgeteilte Thatsache. Üben wir die Muskeln des einen Armes oder der einen Hand, so üben sich in gewissem Grade auch die symmetrischen Muskeln der andren Hand mit, ohne in die entsprechende Thätigkeit versetzt worden zu sein. So ist die Übung der rechten Handmuskeln, welche die Schreibbewegungen ausführen, den korrespondierenden Muskeln der linken Hand soweit zu gute gekommen, dafs wir imstande sind, während wir mit der rechten Hand schreiben, mit der linken dieselben Buchstaben und Züge, aber in symmetrischer, nicht in kongruenter Lage, d. h. also verkehrt, mitzuschreiben. Während die rechte Hand von links nach rechts schreibt, schreibt die linke von rechts nach links,

vermag aber nicht ohne spezielle Übung von links nach rechts in Harmonie mit der rechten Hand zu schreiben. Dagegen soll es nach FECHNER vorkommen, daſs, wenn die linke Hand längere Zeit geübt hat Zahlen aufzuzeichnen, die rechte Hand, wenn auch ihr einmal die Notierung einer Zahl übertragen wird, dieselbe unbewuſst verkehrt symmetrisch mit der Zahl der linken aufschreibt. Es hätte also in diesem Falle die Übung der linken Hand auch die unthätige rechte mitbetroffen.[1] Auſser der Übung kennen wir noch eine Anzahl äuſserer zufälliger Momente, welche auf die Feinheit unsers Raumsinnes von Einfluſs sind. Eine Verschärfung desselben erfolgt nach den Beobachtungen SCHMEYS[2], wenn die peripheren Hautnervenenden anderweitig durch Auflegen eines Senfteiges in Erregung versetzt worden sind, ferner bei Hyperämie der Haut nach Einatmung von Amylnitrit, sowie auch bei mittleren Graden mechanischer Hautdehnung, eine Herabsetzung dagegen bei Kompression der die geprüfte Hautpartie versorgenden Nervenstämme und infolge von Muskelermüdung.

Die Erklärung dieser interessanten Thatsachen, der Nachweis der Bedingungen für die verschiedene Feinheit des Raumsinnes, der Momente, welche auf einer gegebenen Hautfläche die Zahl, Gröſse und Form der durch ein und dasselbe „Lokalzeichen" charakterisierten Empfindungsbezirke bestimmen, der Natur dieser Lokalzeichen selbst, ist schwierig. WEBER hat mit gewohntem Scharfsinn seine Beobachtungen durch eine Theorie erläutert, welche trotz vielfacher, zum Teil gewichtig erscheinender Einwürfe doch bis heute noch am besten den Thatsachen entspricht. WEBER geht von dem unbestreitbaren Vordersatz aus, daſs eine und dieselbe Nervenprimitivfaser unter allen Umständen nur eine einfache Empfindung auf einmal hervorbringen kann, daſs also, wenn sie gleichzeitig an mehreren Punkten ihres Verlaufes, oder an mehreren Endpunkten ihrer Endäste erregt wird, doch nur eine einfache Empfindung entsteht, deren Intensität allerdings mit der Zahl der erregten Punkte wächst. Jede Hautprovinz, welche nur von einer Nervenröhre versorgt wird, kann daher eine Mehrzahl sie gleichzeitig nebeneinander treffender Tasteindrücke immer nur als einfachen Eindruck zum Bewuſstsein bringen, eine verschieden intensive, aber nicht verschieden extensive, mosaikartig aus getrennten Einzelempfindungen zusammengesetzte Empfindung erzeugen. WEBER bezeichnet die von je einer Nervenfaser versorgten Hautabteilungen als Empfindungskreise und betrachtet die gesamte Hautoberfläche als eine Mosaik solcher stehender, anatomisch begründeter Empfindungskreise von verschiedener Gröſse und Gestalt; je feiner der Raumsinn einer Tastprovinz, desto kleiner, je stumpfer der Raumsinn, desto gröſser die Empfindungskreise. Treffen zwei gleichzeitige Eindrücke, also zwei gleichzeitig aufgesetzte Zirkelspitzen, einen und denselben Empfindungskreis, so entsteht nur eine einfache Empfindung. Damit zwei Eindrücke räumlich getrennt, als zwei in einem gewissen Abstand voneinander liegende unterschieden werden können, ist nach WEBER

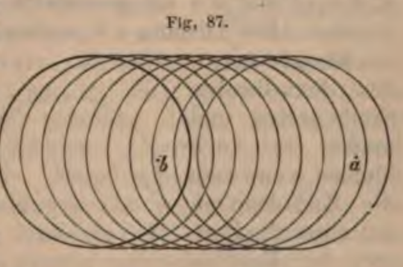
[1] Vgl. O. FUNKE, 4. Aufl. dieses Lehrbuchs. 1864. Bd. II. p. 64.
[2] SCHMEY, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 309.

nicht allein erforderlich, daſs sie auf zwei verschiedene Empfindungskreise treffen, sondern daſs zwischen diesen noch ein oder mehrere Empfindungskreise liegen, auf welche kein Eindruck gemacht wird. Über die Gestalt der Empfindungskreise läſst sich nur da etwas schlieſsen, wo die Richtung der die Zirkelspitzen verbindenden Linie auf die zur doppelten Empfindung nötige Entfernung von Einfluſs ist; so müssen nach WEBER an Armen und Beinen die Zirkelspitzen in der Längsrichtung viel weiter geöffnet werden als in der Querrichtung, um doppelt empfunden zu werden, woraus sich für diese Teile eine längliche Gestalt der Empfindungskreise erschlieſsen läſst. Den Umstand, daſs bei gleicher Zirkelöffnung der Abstand der Spitzen um so gröſser erscheint, je feiner der Raumsinn, je kleiner die Empfindungskreise, je mehr nicht berührte also zwischen den berührten liegen, erklärt WEBER dadurch, daſs wir auf dem Erfahrungswege, der schon oben angedeutet wurde, ein dunkles Bewuſstsein von der Zahl und Lage der Empfindungskreise bekommen. Treffen zwei Eindrücke zwei verschiedene Empfindungskreise, so werden wir uns der Zahl der dazwischen liegenden nicht berührten bewuſst und taxieren nach dieser Zahl die Entfernung der beiden Eindrücke, ohne auf die Gröſse der Kreise Rücksicht zu nehmen. Die wirkliche Entfernung der Zirkelspitzen von 1″ erscheint uns auf den Wangen, wo vielleicht nur wenige groſse Empfindungskreise zwischen den berührten liegen, weit geringer, als auf der Zungenspitze, wo eine gröſsere Anzahl viel kleinerer Empfindungskreise zwischen den berührten liegt. Sehen wir bei diesem Versuche die Zirkelspitzen, so fällt das Urteil aus; wir legen sodann der Schätzung der Entfernung den Maſsstab der Gesichtswahrnehmung zu Grunde und korrigieren durch diesen unbewuſst das aus der Tastempfindung gebildete Urteil.

Das Prinzip der WEBERschen Hypothese ist klar. Er stellt sich vor, daſs die von verschiedenen Oberflächenpunkten unserm psychischen Zentralorgan übermittelten Eindrücke jeder für sich ein räumlich verschiedenes Gebiet desselben in Erregung versetzen. Geraten von solchen Gebieten zwei oder mehrere eng aneinander grenzende gleichzeitig in Thätigkeit, so entsteht eine einheitliche Empfindung, deren elementarer Aufbau unsrer Wahrnehmung gänzlich entzogen bleibt; befinden sich aber zwischen den in Thätigkeit begriffenen Zentralgebieten mehrere oder vielleicht nur ein einziges in Ruhe, so wird diese Unterbrechung von unsrer Seele erkannt und auf das Bestehen zweier räumlich getrennter Reizursachen bezogen. Die Annahme vielfacher direkter zentraler Erregungsgebiete schlieſst jedoch die Forderung nach einer gleichen Zahl zuleitender Nervenfasern mit bestimmten peripheren Verbreitungsbezirken in sich, hieraus ergibt sich dann aber ganz natürlich der Gedanke peripherer Empfindungskreise. Was die thatsächliche Bewährung der letzteren anbelangt, so ist ungeachtet der feinen

sbildung, welche die histologischen Untersuchungsmethoden er-
ren haben, von einer objektiven Demonstration derselben keine
de; ihr Wert als Hypothesengrundlage kann jedoch deshalb nicht
Frage gezogen werden, zumal die vielfachen Angriffe, welche
gen die reelle Existenz fester peripherer Empfindungskreise gerich-
worden sind [1], sämtlich ihr Ziel verfehlt und nur dazu gedient
ben, die räumlichen Beziehungen derselben zueinander zwar
h einem andren Plane, als er E. H. WEBER vorgeschwebt hat,
fixieren, der Idee selbst aber einen verschärften Ausdruck zu
schaffen. Die beste allen bekannten Erfahrungsthatsachen Rech-
ng tragende Fassung hat die WEBERsche Hypothese durch
ERMAK [2] erhalten, obwohl er von ihr abzuweichen glaubte, als er
ihr scheinbar widersprechenden Satz aufstellte, dafs die merklich
fsen peripheren Empfindungskreise, in deren Bereich zwei räum-
getrennte gleichzeitige Reize eine einfache Empfindung auslösen,
ht, wie WEBERS Empfindungskreise, ausschliefslich von einer und
selben Nervenfaser versorgt werden, sondern auch noch Endigungen
ler andrer Nervenfasern enthalten, und dafs die einzelnen
pfindungskreise einander nicht blofs berühren, sondern auch
lfach durchschneiden. Eine Reihe linear nebeneinander gelagerter
pfindungskreise würde hiernach dem Bilde der Fig. 87 ent-
echen. Nehmen wir der gröfseren Einfachheit halber an, dafs
ner nur ein einziger unerregter
pfindungskreis zwischen zwei
ichzeitig erregten eingeschaltet
n müsse, damit eben gerade
e Doppelempfindung in uns
stehen könne, so folgt erstens,
s wir den beiden gleichzeitigen
uckreizen, also den prüfenden
rkelspitzen, mindestens eine
stanz (ab) zu erteilen haben,

Fig. 87.



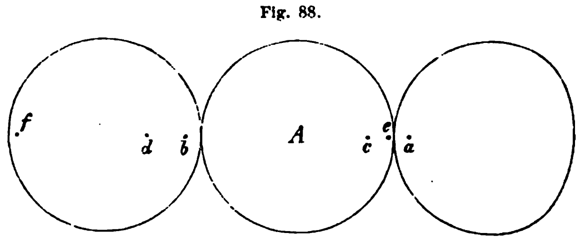
lche den Durchmesser eines Empfindungskreises um etwas übertrifft;
eitens ergibt sich aber aus der Zeichnung, dafs, wenn die Ab-
nitte, um welche die einzelnen Empfindungskreise einander über-
en, möglichst klein, vielleicht wenig gröfser als der Durchschnitt
Zirkelspitzen sind, eine Spannweite der letzteren gleich ab
s zur Umfassung eines ganzen Empfindungskreises genügt, mag
Applikationsweise des Zirkels auf der betreffenden Hautstelle
n, welche sie wolle. Der psychische Effekt, welchen die Reizung
es CZERMAKschen Empfindungskreises hat, unterscheidet sich von
njenigen, welcher nach Reizung eines WEBERschen entsteht, nur

[1] Vgl. G. MEISSNER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut.* Leipzig 1853. p. 39 u. flg. —
K, a. a. O. p. 402. — KOELLIKER, *Mikrosk. Anat.* 1850. Bd. II. 1. Hälfte. p. 43.
[2] CZERMAK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1855. Bd. XVII. p. 577. — MOLESCHOTTS
. z. Naturl. 1856. Bd. I. p. 183. — FICK, *Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane.* Lahr
p. 25 u. flg.

quantitativ. Während die Reizung jenes die Thätigkeit vieler psychischen Zentralapparate mit einem Male wachruft, bringt die Reizung dieses nur einen einzigen in Aktion, in beiden Fällen bedingt aber die Gegenwart eines unerregten peripheren Empfindungskreises zwischen den erregten, daſs im Zentrum die Reihe der in Bewegung gesetzten psychischen Endorgane nicht kontinuierlich sondern unterbrochen ist.

Unsre Bevorzugung der von CZERMAK eingeführten Auffassung der Empfindungskreise vor der ursprünglichen WEBERschen erklärt sich einerseits daraus, daſs die erstere mit dem verschlungenen Verlauf der terminalen Hautplexus, soweit uns derselbe histologisch zugänglich gemacht worden ist, in besserem Einklange steht als die zweite, anderseits daraus, daſs sich Empfindungskreise von irgend erheblicher Gröſse nur in der von CZERMAK vermuteten Anordnung und Innervationsweise mit den wirklichen Leistungen unsers Raumsinns vereinbaren lassen. Zur Erklärung des zuletzt Gesagten möge die Abbildung (Fig. 88) einander tangierender, nicht interferierender Empfindungskreise dienen, deren jeden wir uns zugleich dem WEBERschen Schema entsprechend von nur einer einzigen Nervenfaser versorgt denken wollen. Weiter setzen wir ganz wie oben voraus, daſs die Einschaltung eines einzigen unberührten Empfindungskreises (*A*) hinreicht, damit zwei zu beiden Seiten desselben befindliche Zirkelspitzen *a b* als gesonderte Reizpunkte wahrgenommen werden können. Die Distanz *a b* müſste hiernach als Maſs für die Feinheit des Raumsinns an der betreffenden Stelle gelten, und müſste es auch bleiben, wenn man die Zirkelspitzen auf einer die Zentren der Empfindungskreise verbindenden Linie verschiebt, da die Erfahrung lehrt, daſs der Raumsinn der einzelnen Hautregionen bei Fortbewegung der prüfenden Zirkelspitzen in ihrer eignen Verbindungslinie keinerlei Schwankungen zeigt.

Fig. 88.



Wir haben oben gesehen, daſs die CZERMAKsche Modifikation der WEBERschen Hypothese der eben gestellten Forderung genügt. Denn bei jedweder in der Richtung ihrer Verbindungslinie erfolgenden Verrückung der prüfenden Zirkelspitzen schlossen dieselben einen unberührten Empfindungskreis zwischen sich ein. Dagegen zeigt ein Blick auf die Abbildung Fig 88, daſs die WEBERsche Hypothese in ihrer ursprünglichen Gestalt diese notwendige Bedingung nicht erfüllt. Nicht nur ist es ihrer Anlage nach ausführbar, die Zirkelspitzen bei unveränderter Spannweite so zu verschieben (von *a b* nach *c d*), daſs dieselben zwei unmittelbar benachbarte Empfindungs-

kreise berühren, ja es ist sogar möglich, sie bis nahezu um die doppelte Entfernung von *a b* oder *c d* um *e f* zu öffnen, ohne daſs sie über die Grenzen der beiden Nachbarkreise hinausträten, und daſs die letzteren durch einen unberührten Empfindungskreis voneinander getrennt wären. Der Hypothese gemäſs stände also zu erwarten, einerseits daſs Druckreize, welche räumlich um eine dem Durchmesser eines Empfindungskreises entsprechende Distanz auseinanderliegen, bald eine Doppelempfindung geben (in der *a b* Stellung), anderseits daſs unter Umständen die nämlichen beiden Druckreize auch noch bei fast doppelt so groſsem räumlichem Abstand einfach erscheinen können (in der *e f* Stellung), alles Verhältnisse, welche in der Wirklichkeit nicht vorkommen (G. MEISSNER[1]).

Es ist jedoch wohl zu beachten und muſs besonders betont werden, daſs die hervorgehobenen Schwierigkeiten nicht dem Prinzip der WEBERschen Hypothese, sondern nur der derselben erteilten äuſseren Form zur Last fallen. Nicht die Idee der WEBERschen Empfindungskreise an und für sich ist verwerflich, sondern die Vorstellung, daſs dieselben einen relativ beträchtlichen Umfang besitzen müſsten. Nimmt man dagegen an, daſs die WEBERschen Empfindungskreise sehr klein sind, und daſs stets mehrere, nicht, wie WEBER für möglich hielt, auch unter Umständen nur ein einziger, zwischen zwei Reizpunkte eingeschaltet sein müssen, um letztere in der Wahrnehmung zu trennen, so ist man eben unmittelbar zu der CZERMAKschen Hypothese gelangt, deren Brauchbarkeit für unsre Zwecke wir eben kennen gelernt haben. Denn offenbar ist man berechtigt die Empfindungskreise CZERMAKS als Gruppen WEBERscher Empfindungskreise nach dem Bilde der Fig. 89 anzusehen. So viel von letzteren auf einem Durchmesser der ersteren Platz haben, so viele müssen auch den Raum zwischen zwei gleichzeitigen aber örtlich gesonderten Druckreizen ausfüllen, damit dieselben als Doppelreize empfunden werden können. Daſs die WEBERsche Hypothese in dieser Form allen an sie zu stellenden Ansprüchen genügt, ist leicht zu zeigen. Ist es eine Summe vieler kleiner Empfindungskreise, von deren Unerregtsein die Wahrnehmung der Distanz abhängt, so läſst sich denken, daſs bei gleichem oder annähernd gleichem Durchmesser der Empfindungskreise aller Hautpartien, an den mit stumpferem Raumsinn begabten eine gröſsere, an den mit feinerem Raumsinn begabten eine geringere Summe zur Abstandswahrnehmung führt. Die Verfeinerung des Raumsinns durch Übung erklärt sich aus einer allmählichen Schärfung des Auffassungsvermögens für kleinere Summen erregungsleerer Kreise, aus der entgegenge-

Fig. 89.



[1] MEISSNER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. der Haut.* Leipzig 1853. p. 40.

setzten Einwirkung erklärt sich die Abstumpfung des Raumsinns durch Narcotica (Atropin, Daturin, Morphium, Alkohol und Strychnin), welche LICHTENFELS[1] durch sorgfältige Versuche erwiesen hat. Ebenso erklärt sich auf diese Weise die Abstumpfung des Raumsinnes, welche zuweilen bei Anästhesie, die Verfeinerung, welche bei Hyperästhesie auftritt; BROWN-SÉQUARD[2] hat eine Reihe von Beobachtungen hierüber veröffentlicht und empfiehlt WEBERS Zirkelexperiment zur Prüfung auf das Vorhandensein und den Grad von Anästhesie und Hyperästhesie. Die Wahrnehmung der relativen Gröfse zweier Distanzen erklärt sich nicht durch eine vergleichende Zählung der freien Felder, sondern aus der vergleichenden Prüfung der Lokalzeichen, welche uns um so verschiedenartiger erscheinen, je weiter die erregten sie produzierenden Hautpunkte auseinander liegen.

In gar keinem Zusammenhang mit unsrer Hypothese dagegen und demnach auch nicht im Widerspruch mit ihr steht die auf unbekannte zentrale Vorgänge zu beziehende Eigentümlichkeit des Raumsinnes, ebenso wie der Drucksinn und das Muskelgefühl (s. o. p. 166), die Verschiedenheiten zweier Empfindungsreize, im vorliegenden Falle die Lokalzeichen, schärfer aufzufassen, wenn dieselben nacheinander, als wenn sie gleichzeitig erfolgen. Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dafs auf einer Hautpartie, wo z. B. eine Entfernung der Zirkelspitzen von einem Zoll nötig ist, um eine Doppelempfindung zu erzeugen, doch innerhalb eines Kreises von einem Zoll Durchmesser bei Hin- und Herbewegung einer Zirkelspitze nicht dieselbe unveränderte Empfindung entsteht, sondern an der successive sich ändernden Empfindung die Bewegung wahrgenommen wird, und dafs, wenn innerhalb dieses Raumes erst die eine und dann die andre Zirkelspitze aufgesetzt wird, deutlich verschiedene Empfindungen durch jede hervorgerufen werden (LOTZE). Auf der nämlichen Ursache beruht endlich auch die von CZERMAK ermittelte Thatsache, dafs der Abstand, welcher eben notwendig ist, um zwei ungleichzeitige Eindrücke (also z. B. zwei nacheinander aufgesetzte Zirkelspitzen) räumlich gesondert wahrzunehmen, unter übrigens gleichen Verhältnissen bei weitem kleiner ist, als der Abstand, bei welchem die räumliche Sonderung zweier gleichzeitiger Eindrücke in der Empfindung beginnt. Die WEBERsche Lehre von festen anatomisch begründeten Empfindungskreisen wird aber durch all dies nicht im geringsten berührt und ist mithin immer noch als feststehend zu erachten.

Endlich bleibt dem Plane unsrer Darstellung gemäfs zu untersuchen, wie sich das beim Druck- und Temperatursinn in seiner Gültigkeit für intensive Empfindungen erörterte „WEBERsche

[1] LICHTENFELS, *Wiener Stzber.* Math.-ntw. Cl. 1855. Bd. XVI. p. 3.
[2] BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 344.

Gesetz" bezüglich der extensiven Wahrnehmungen durch den Raumsinn verhält. Genauer umschrieben bedeutet diese Frage folgendes. Wenn wir an einer bestimmten Stelle des Tastorganes je zwei Eindrücke nacheinander in verschiedenen Distanzen anbringen, so erkennen wir durch den Raumsinn die Verschiedenheit dieser Distanzen nach Weber dadurch, daſs wir uns der verschiedenen Zahl der zwischenliegenden freien Empfindungskreise bewuſst werden. Die Feinheit dieser Leistung des Raumsinns hat aber eine bestimmte Grenze, es gehört eine gewisse Minimalgröſse des Unterschiedes der zu vergleichenden Distanzen dazu, damit dieser Unterschied mit Sicherheit erkannt werde, die räumliche Wahrnehmung einen eben merklichen elementaren Gröſsenzuwachs erfahre. Es fragt sich nun, ist diese Minimalgröſse des Unterschiedes eine konstante, für alle möglichen absoluten Gröſsen der verglichenen Distanzen gleiche Gröſse, oder hängt sie von letzteren in der Weise ab, daſs gleiche relative Distanzunterschiede die eben merklichen Zuwüchse der Gröſsenwahrnehmung bedingen, daſs also, wenn bei einer Distanz der Eindrücke von 10 mm eine Vermehrung oder Verminderung um 1 mm erforderlich ist, um die Verschiedenheit eben wahrnehmbar zu machen, bei 20 mm Distanz ein Unterschied von 2 mm, bei 100 mm ein solcher von 10 mm erst merklich wird? Mit andern Worten würde dies lauten: Unterschiede in räumlichen Distanzen werden dann merklich, wenn die Zahlen der in den Distanzen begriffenen Empfindungskreise sich verhältnismäſsig um gleich viel unterscheiden. Weber selbst hat sich für die Ausdehnung seines Gesetzes auf die extensiven Wahrnehmungen ausgesprochen. Fechner[1] und in Übereinstimmung mit ihm auch Volkmann haben indessen nachgewiesen, daſs, wenn demselben auch unter gewissen Beschränkungen das Augenmaſs unterworfen zu sein scheint, ein gleiches Verhalten für das Tastmaſs in Abrede gestellt werden müsse.

Die Belehrungen, welche die Seele aus dem Raumsinn der Haut allein oder dessen Verbindung mit den Muskelgefühlen der Bewegungswerkzeuge der Tastorgane gewinnt, sind auſserordentlich mannigfaltig. Gröſse, Gestalt, Oberflächenbeschaffenheit der Tastobjekte, die relative Lagerung mehrerer im Raume sind es, über welche wir durch den Raumsinn Aufschluſs erhalten, in vollkommenerer und richtigerer Weise bei absichtlicher Bewegung der Tastorgane. Drückt ein Körper auf eine ruhende Tastfläche, so erfahren wir die Figur der drückenden Fläche des Körpers aus der uns bekannten Lage der Empfindungskreise, von denen wir Empfindungen erhalten, um so vollkommener und bei um so kleineren Flächen, je feiner der Raumsinn, d. h. je kleiner die Empfindungs-

---

[1] Fechner, *Elem. d. Psychophysik.* Bd. I. p. 212 u. 235. — Volkmann, *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* 1. Heft. Leipzig 1863. — Fechner, *In Sachen d. Psychophysik.* Leipzig 1877. p. 61 u. 174.

kreise der berührten Hautstelle sind. Berührt ein Körper nur mit zwei Punkten die ruhende Haut, so vermögen wir, wie aus den Zirkelexperimenten hervorgeht, den Abstand derselben zu schätzen, freilich nach einem veränderlichen Maſsstab, dessen Einheit der Durchmesser eines Empfindungskreises der betreffenden Hautstelle ist. Drückt ein Körper die ruhende Haut nicht an allen Punkten gleichmäſsig, sondern an einzelnen Stellen stärker als an andern, so schlieſsen wir daraus, daſs die Oberfläche desselben nicht eben ist, sondern Hervorragungen hat, deren Gröſse, deren Abstand wir, wenn auch unvollkommen, erkennen. Die tägliche Erfahrung lehrt, daſs wir, um uns über die genannten Verhältnisse der äuſseren Objekte zu unterrichten, in der Regel die absichtliche Bewegung unsrer Tastorgane zu Hilfe nehmen, daſs wir aber auch ohne Bewegung die Muskelgefühle, welche wir bei den verschiedenen Stellungen der Glieder erhalten, zu Schätzungen von Gröſsen und Entfernungen verwerten. Wir erfahren ohne Hilfe des Gesichtssinnes die Länge eines Stäbchens, wenn wir entweder die Tastfläche eines Fingers von einem Ende bis zum andren bewegen und die Gröſse der Bewegung an dem Anstrengungsgefühl der bewegenden Muskeln abmessen, oder indem wir die Enden des Stäbchens mit zwei verschiedenen Tastorganen in Verbindung bringen, entweder mit zwei Fingerspitzen derselben Hand, oder das eine Ende mit einem Teil der einen, das andre mit einem Teil der andren Hand. In letzterem Falle beruht die Gröſsenmessung darauf, daſs wir durch längere Erfahrung bei den absichtlichen Bewegungen der Glieder endlich dahin kommen, daſs wir uns in jedem Augenblicke, ohne zu sehen, der Stellung unsrer Glieder, der gegenseitigen Lage und der Entfernung der einzelnen Tastflächen bewuſst werden können. Halten wir Daumen und Zeigefinger einer Hand gabelförmig auseinander, so sind wir bei verschlossenen Augen imstande, die Entfernung beider Fingerspitzen voneinander ziemlich genau anzugeben, indem wir uns des Muskelgefühls, welches mit der Bewegung jedes Fingers in die gegebene Lage verbunden ist, oder des Muskelgefühls, welches die Bewegung beider Spitzen bis zur Berührung erzeugen würde, bewuſst werden. Die Gestalt eines Körpers, einer Kugel z. B., erfahren wir, indem wir entweder eine Fingerspitze auf ihrer Oberfläche herumbewegen und aus dem Muskelgefühl die Figur der beschriebenen Bewegung erkennen, oder indem wir die Kugel in die Hohlhand nehmen und die Finger um sie herumschlagen, so daſs wir uns die Kugelform in der Vorstellung aus der uns bewuſst werdenden Lagerung und dem gegenseitigen Abstand der verschiedenen berührenden Tastflächen konstruieren. Die Beschaffenheit der Oberfläche eines Körpers prüfen wir, indem wir die Tastfläche des Fingers darauf hin- und herbewegen und aus der Beschaffenheit und Reihenfolge der successiven Eindrücke eine Vorstellung von der Rauhheit oder Glätte der untersuchten Fläche erhalten.

Beiläufig sei hier noch eines interessanten Verhaltens gewisser durch Raumsinn und das Muskelgefühl gemeinsam vermittelter Vorstellungen ge-
it. Berühren wir eine Kugel von zwei Seiten mit der Spitze des Daumens Zeigefingers, so erhält jede der beiden Tastflächen eine gesonderte Em-
dung, die nicht mit der andren verschmilzt; dennoch erhalten wir, auch e zu sehen, die Vorstellung, daſs beide Empfindungen durch dasselbe einfache
kt, nicht durch zwei Kugeln veranlaſst werden. Die Ursache davon liegt 1 Weber darin, daſs wir die Ausfüllung des Raumes zwischen beiden Fingern
:h einen soliden Körper erkennen, indem wir mit einem Finger ihn an den ren andrücken. Kreuzen wir dagegen Zeigefinger und dritten Finger einer
d, indem wir mit Gewalt einen über den anderen hinwegbiegen, und be-
ren nun dieselbe Kugel mit den bei normaler Lage voneinander abge-
deten Rändern beider Finger, so glauben wir zwei Kugeln zu fühlen. Diese eilstäuschung, von deren Bestehen wir uns selbst durch Zuhilfenahme der
ichtswahrnehmung schwer zu überzeugen vermögen, beruht darauf, daſs die mvorstellung, welche wir allmählich mit der Berührung der beiden abge-
deten Fingerränder verbinden gelernt haben, ihrer natürlichen Lage ent-
cht, nicht aber jener gezwungenen verkehrten. So oft diese beiden Ränder ihrt werden, verknüpft sich daher mit der Empfindung die Vorstellung von
eren Objekten, welche dieselbe räumliche Lagerung gegeneinander haben, die Tastflächen in der natürlichen Lage. Die beiden Abschnitte der Kugel,
wir mit den übereinander gebogenen Fingerrändern berühren, scheinen uns er auch zwei verschiedenen Kugeln anzugehören, weil bei normaler Lage
Finger eine einzige Kugel unmöglich die entsprechenden Empfindungen an abgewendeten Rändern hervorbringen kann.

DAS GEMEINGEFÜHL.

§ 89.

Unter Gemeingefühl versteht man diejenigen Gefühlsempfin-
ingen, welche sich dem Bewuſstsein als Zustände der sensiblen
rgane unsers Körpers selbst darstellen und von der Seele nicht,
ie die Empfindungen des Druckes und der Temperatur, unmittelbar
if äuſsere Objekte bezogen werden. Man unterscheidet viele Quali-
äten des Gemeingefühls, insofern dasselbe verschieden an ver-
hiedenen Erregungsorten, aber auch bei verschiedenen Erregungs-
rten ausfällt. Schmerz, Hunger, Durst, Ekel, Anstrengungs-
Muskel-)Gefühl, Kitzel, Schauder, Wollust, Gleichge-
ichts-, Schwindel-Gefühl sind solche Qualitäten, von denen
ch keine ihrem Wesen nach näher definieren läſst.

Das Gefühl des Schmerzes kann, wie schon früher erwähnt,
den verschiedenartigsten Teilen unsers Körpers erzeugt werden,
itsteht aber vorzugsweise infolge besonders heftiger Reizungen. Die
nsiblen Nerven, welche sich in den Schleimhäuten des Intestinaltractus
erbreiten, bekunden ihre Gegenwart unter normalen Verhältnissen
der Regel gar nicht; wirken aber heftige mechanische, thermische
der chemische Reizmittel auf sie ein, oder haben pathologische Zu-
ände irgend welcher Art ihre Erregbarkeit so abnorm gesteigert,
aſs schwache Reizungen an Effekt erheblich gewinnen, so ist die

psychische Folge ihrer Thätigkeit jedesmal Schmerz. In gewissen Fällen können freilich auch Reize von geringer Intensität zur Entstehung von Schmerzempfindungen Anlafs geben, jedoch normalerweise nur dann, wenn sie eine grofse Anzahl benachbart gelegener Nervenenden gleichzeitig erregen und die vielen kleinen Einzeleffekte an der Peripherie sich zu einem einzigen grofsen Effekt im Zentralorgane summieren. So ruft Wasser von einer gewissen Temperaturhöhe nur Wärmeempfindungen hervor, wenn wir die Fingerspitze in dasselbe eintauchen, erweckt aber sehr entschiedene Schmerzempfindungen, wenn der ganze Finger oder die ganze Hand in dasselbe versenkt wird. Weil das Schmerzgefühl auch durch intensive Erregungen solcher Teile wachgerufen werden kann, deren schwächere Erregung echte Sinnesempfindungen auslöst, so pflegt man dasselbe seit J. MUELLER in der Regel als eine nur durch ihre höhere Intensität ausgezeichnete Modifikation der letzteren anzusehen. Sehr deutlich wechselt die Qualität der Empfindungen mit der Stärke des angewandten Reizes namentlich in unsrer Oberhaut. Heftiger Druck auf die Nervenausbreitung derselben erzeugt nicht Druckempfindungen, sondern Schmerz, hohe Wärme- oder Kältegrade rufen nicht Temperaturempfindungen in derselben, sondern ebenfalls nur Schmerzempfindungen hervor. Ähnliches wird auch, wiewohl kaum mit Recht, von den Sinnesnerven, welche die Wahrnehmung des Schalles, Lichtes, des Schmeck- und Riechbaren vermitteln, behauptet. Wir haben indessen schon früher darauf hingewiesen, dafs die Nervenfasern, welche Tastempfindungen auslösen, wahrscheinlich von denjenigen, welche bei ihrer Thätigkeit das Gefühl des Schmerzes verursachen, gesondert verlaufen, beide Gefühle somit qualitativ, nicht blofs quantitativ, verschieden sein müssen, und werden bei einer andren Gelegenheit auf diese Frage zurückkommen.

Im gewöhnlichen Leben unterscheidet man eine grofse Anzahl verschiedener Qualitäten des Schmerzes. Zum Teil mögen dieselben auf eine Kombination mit Druck- und Temperaturempfindungen zurückzuführen sein, welche durch eine gleichzeitige Miterregung der betreffenden Tastnerven bedingt worden sind, so z. B. der brennende oder der drückende Schmerz, zu einem andren Teile aber auch, wie WEBER[1] annimmt, auf Verschiedenheit der Intensität, Ausbreitung und der zeitlichen Verhältnisse des Schmerzes beruhen, so der beifsende, stechende, bohrende Schmerz u. s. w. Denn zweifellos wird ein Schmerz von uns qualitativ verschieden gedeutet, wenn er z. B. langsamer zunimmt als ein andrer, wenn er einmal gleichzeitig, ein andermal successiv die einzelnen sensiblen Punkte einer Fläche ergreift, einmal kontinuierlich, ein andermal unterbrochen ist, u. s. w. Dafs der Schmerz, wie die Tastempfindungen, nach der verschiedenen Stelle seiner peripherischen Erregung verschieden gefärbte Lokal-

[1] E. H. WEBER, R. WAGNERS *Hdwrtb.* a. a. O. p. 569.

n erhält, ist nicht in Abrede zu stellen und folgt aus denselben
len, die wir bei dem Raumsinn geltend gemacht haben. Ohne
Lokalzeichen würden wir nicht zur Erkenntnis des Ortes des
rzes kommen, welche freilich nicht immer richtig und so bestimmt
e bei den Tastempfindungen. Trifft die schmerzerregende Ursache
die peripherischen Enden, sondern die Fasern im Verlauf, so
en wir, wie schon in der Einleitung erwähnt, den Sitz des
rzes an die Stelle, wo die Fasern endigen, nicht an die Aus-
telle der Erregung Der Amputierte empfindet den Druck und
Einwirkungen auf den Stumpf der durchschnittenen Nerven
n der Schnittfläche dieser, sondern scheinbar in den nicht mehr
ndenen peripherischen Ausbreitungsbezirken des Nerven, bei
tationen des Armes z. B. in den Fingern, so daſs er das Ge-
at, als sei das amputierte Glied noch vorhanden. Die lästige
nung des Gesichtsschmerzes, bei welchem der Schmerz in der
der Wange empfunden wird, beruht in der Mehrzahl der Fälle
auf schmerzerregenden Einwirkungen auf die Enden des *n. in-*
italis, sondern auf solchen, welche den Stamm dieses Nerven
alb des Infraorbitalkanals oder gar der Schädelhöhle affizieren.
Thatsachen erscheinen weniger auffallend, wenn man bedenkt,
on einer unmittelbaren Ortsempfindung niemals die Rede ist;
mpfindung entsteht auch bei unverstümmeltem Nerven und
ler Erregung desselben am peripherischen Ende nicht an diesem,
n im zentralen Ende der Primitivfaser, und die Seele bezieht
eine besondere Thätigkeit diese Empfindung auf einen Ort,
Lage sie, wie auseinandergesetzt wurde, aus einem bestimmten
zeichen, welches jenen Erregungsprozeſs begleitet, erkennt. Um
rklären zu können, wie der Ort der Empfindung bei einem
mten Nerven, mag derselbe an irgend einer Stelle des Ver-
erregt worden und selbst sein peripherisches Ende nicht mehr
nden sein, von der Seele doch konstant an das peripherische
verlegt wird, können wir die Entstehung jenes Lokalzeichens,
es der Seele als Anhaltspunkt der Ortsbestimmung dient, nicht
ripherischen Ende des Nerven, nicht in der Haut, sondern
n es mit gröſster Wahrscheinlichkeit im zentralen Ende suchen.
umliche Anordnung dieser zentralen Enden kann an sich nicht
sache der Ortsempfindung sein. Die Seele ist nicht ein Spiegel,
lchem sich die räumlichen Verhältnisse dieser verschiedenen
ndungspunkte abspiegeln und somit direkt wahrgenommen werden
n, sondern, da keine Empfindung an sich etwas Extensives hat,
die Seele das Extensive erst aus gewissen Qualitäten der inten-
Empfindung erkennen. Sie kann, wie LOTZE sagt, die räum-
Verhältnisse nicht direkt auffassen, sie muſs sie erst aus un-
ichen Empfindungen konstruieren. Worin aber jene Merkmale,
n die intensiven Empfindungsvorgänge in den verschiedenen
nkten der Fasern geknüpft sind, aus denen die Seele die ex-

tensive Vorstellung schöpft, bestehen, können wir hier ebensowenig, als oben bei der Lehre vom Raumsinn entscheiden.

Schmerz wird in der Haut erregt durch Wärme, Kälte, Druck, Elektrizität, chemische Agenzien, welche durch die Oberhaut bis zu den Nervenenden dringen. Was zunächst die Wärme und Kälte als Schmerzerreger betrifft, so muſs die Erhöhung und die Erniedrigung der Hauttemperatur einen bestimmten Grad erreichen, damit statt der Tastempfindung Schmerz entsteht. Ist Schmerz eingetreten, so ist das Vermögen der betreffenden Hautstelle, Wärme und Kälte als solche zu empfinden, für einige Zeit aufgehoben. Taucht man nach WEBER eine Hand in heiſses Wasser, bis Schmerz entsteht, zieht sie dann heraus und berührt einen kalten Körper, so empfindet man die Kälte nicht, erst allmählich stellt sich das Vermögen der Kälteempfindung wieder her.

WEBER betrachtet den Verlust des Vermögens, Kälte und Wärme zu empfinden, als Folge der durch die hohen Wärme- und Kältegrade bedingten Schwächung oder zeitweiligen Aufhebung des Leitungsvermögens der Nerven, und schlieſst weiter, daſs, um Schmerz zu erregen, die Temperaturerhöhung oder -erniedrigung der Haut so beträchtlich sein müsse, daſs sie das Leitungsvermögen der Nerven beschränkt oder aufhebt. Hierzu ist nach WEBER eine Wärme von mindestens 39° R. und eine Kälte von 9—10° R. erforderlich; diese Temperaturen sind imstande, Gemeingefühle und Schmerz hervorzurufen, wenn sie hinreichend lange und auf eine hinreichend groſse Tastfläche wirken. Die Wärme erregt schneller und stärkeren Schmerz als ein entsprechender Kältegrad; d. h. Einwirkung einer Temperatur, welche 20° höher als die des Blutes ist, ist intensiver schmerzerregend als die einer Temperatur, welche 20° niedriger als die des Blutes ist. Die Intensität des Schmerzes steigt mit Erhöhung respektive Erniedrigung der Temperatur über und unter die genannten Grenzen; es tritt aber auch der Schmerz um so zeitiger ein, je gröſser die auf die Haut wirkende Wärme oder Kälte ist. Taucht man die Hand in Wasser von + 40° R., so empfindet man zunächst Wärme, erst nach geraumer Zeit entstehen Gemeingefühle, welche sich zu einem Schmerz steigern, der uns die Hand aus dem Wasser zu ziehen nötigt; tauchen wir dagegen die Hand in Wasser von 50°, so tritt dieser Grad des Schmerzes nach wenigen Sekunden ein, in Wasser von 70° und darüber fast gleichzeitig mit dem Eintauchen. WEBER hat eine Reihe genauer Versuche hierüber angestellt, indem er bestimmte, wie viel Sekunden ein Finger in heiſsem Wasser von verschieden hohen aber genau gemessenen Temperaturgraden verweilen konnte, bis der immermehr sich steigernde Schmerz das Herausziehen desselben erzwang.

Es scheint ein Maximum des Schmerzes zu geben, welches durch gewisse Hitze- und Kältegrade herbeigeführt wird, über welches der Schmerz durch weitere Vermehrung der Hitze und Kälte nicht gesteigert werden kann; die Grade, bei welchen dieses Maximum eintritt, sind aus begreiflichen Gründen nicht genau bestimmt. Intensität und Eintrittszeit des Schmerzes hängen übrigens nicht ausschlieſslich von der Temperatur des äuſseren mit der Haut in Berührung gebrachten Körpers ab; vor allem übt die Gröſse der berührten Hautfläche einen beträchtlichen Einfluſs aus. Je gröſser dieselbe ist, desto leichter entsteht der Schmerz, desto intensiver ist derselbe. Ein

ger, in Wasser von 39° R. getaucht, empfand bei WEBERS Ver-
hen keinen Schmerz, auch wenn er noch so lange darin ver-
lte; wurde dagegen die ganze Hand eingetaucht, so entstand sehr
d Schmerz. Von vornherein und aus der täglichen Erfahrung
ersichtlich, dafs die Beschaffenheit der Oberhaut, durch welche
schmerzerregende Hitze oder Kälte zum Nerven vordringen mufs,
besondere für die Eintrittszeit des Schmerzes nicht gleichgültig ist.
te Epidermis leitet die Wärme viel schneller in nötiger Menge
den Nervenenden als dicke, schwielige Epidermis. WEBER er-
rt aus dieser Verschiedenheit der Oberhaut den Umstand, dafs
Finger der linken Hand, in warmes Wasser getaucht, etwas
her Schmerz empfanden als die der rechten Hand in demselben
asser, noch weit früher die Zungenspitze. Aufserdem kann aber
h das wechselnde Verhalten verschiedener Hautpartien gegen
merzverursachende Temperatureinflüsse durch Schwankungen des
rvenreichtums oder vielleicht der Erregbarkeit der Nervenenden
ingt sein.

Endlich ist noch hervorzuheben, dafs der Schmerz, wenn er
ch mäfsige Hitze oder Kälte erzeugt worden ist, mit der Fort-
ler der Einwirkung ein gewisses Maximum erreicht, dann aber
der abnimmt. Während sich die einfache Steigerung wohl am
fachsten aus der allmählichen Erhöhung oder Erniedrigung der
uttemperatur erklärt, beruht die Abnahme auf der Abstumpfung
Empfindlichkeit der Nerven, ist also zu den Ermüdungserscheinungen
rechnen. Die Abnahme der Empfindlichkeit zeigt sich nach
EBER auch darin, dafs eine Hautfläche, wenn sie vorher sehr be-
chtlicher Hitze ausgesetzt war, für die Schmerzerregung durch
ringere Hitze unempfindlicher wird.

Was die Elektrizität als Schmerzerreger betrifft, so erregt nicht
r die Dichtigkeitsschwankung des elektrischen Stromes, sondern
ch der konstante galvanische Strom Gemeingefühle. Dieses Ver-
lten der sensiblen Nerven findet seine vollständige Analogie in
mjenigen der motorischen (s. o. Bd. I p. 579). Weitere Ver-
iche aber zwischen der Intensität der beiderseitigen Reizeffekte,
s Schmerzes und der Muskelkontraktion, anzustellen ist entschieden
zulässig. Denn offenbar kann der Erregungsprozefs bei derselben
ichte des erregenden Stromes im sensiblen und im motorischen
erven gleich grofs sein und dabei doch in den sensiblen Zentral-
ganen eine unter Umständen mäfsig starke Empfindung, in den
uskeln dagegen das Maximum der Kontraktion erzielen. Das Nämliche
t selbstverständlich auch für andre Reizmittel als elektrische.

Mit der Gröfse der Schwankung des elektrischen Stromes
ächst nicht allein die Intensität, sondern auch die Ausbreitung
s Schmerzes; während der Schmerz nur in den Fingern empfunden
ird, wenn man mit denselben eine Säule von wenigen Plattenpaaren
hliefst, breitet er sich über den ganzen Arm aus und wird

besonders in den Gelenken heftig empfunden, wenn man die Zahl der Plattenpaare vermehrt.

Über die Schmerzerregung durch mechanische Einflüsse ist wenig zu sagen. Welche Grade von Druck auf die Haut erforderlich sind, damit die Druckempfindung dem Schmerze weiche, wie sich die Intensität des Schmerzes zur Gröfse der gedrückten Oberfläche verhält u. s. w., ist noch nicht durch Versuche ausgemittelt. Ist die Oberhaut zerstört, oder liegt die drückende Ursache innerhalb der Haut, wie z. B. bei entzündlichen Exsudationen in die Cutis, so erregen geringere absolute Druckgrade weit heftigeren Schmerz. Anhaltender mäfsiger Druck auf den Stamm eines Hautnerven bringt oft vorübergehende Lähmung der motorischen und sensiblen Fasern sowie eigentümliche in dem peripherischen Ausbreitungsbezirk der Nerven empfundene Gefühle hervor; dieser Zustand ist als „Eingeschlafensein der Glieder" bekannt.

Für die Gemeingefühle des Hungers, Durstes, Ekels sind uns weder die Nerven, deren Erregung sie hervorbringt, noch die erregenden Ursachen hinlänglich genau bekannt. Das Gefühl des Ekels und der Übelkeit verbindet sich mit andern Sinnesempfindungen, mit Geruchs- und Geschmacksempfindungen, aber auch mit Tastempfindungen, z. B. bei Reizung der Nerven des weichen Gaumens; es entsteht ferner als Vorläufer des Erbrechens bei gewissen abnormen Vorgängen im Magen; welche Teile des Nervensystems von diesen verschiedenen Angriffspunkten aus erregt die Ekelempfindung erzeugen, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben. Durst und Hungergefühl scheinen durch gewisse Veränderungen des Blutes, vielleicht direkt in den Zentralorganen des Nervensystems erregt zu werden, der Durst, wenn das Blut durch mangelnde Aufnahme oder übermäfsige Ausfuhr von Wasser durch die Sekretionsorgane wasserärmer geworden. Man verlegt meistens den Sitz des Durstes und die Nerven, deren Erregung ihn erzeugen soll, ausschliefslich in den Gaumen, weil mit dem Durst oder als Durst die Empfindung der Trockenheit an diesem Teile sich einzustellen pflegt. Das Gefühl der Trockenheit im Gaumen beruht auf einer Erregung der Tastnerven dieses Teiles, welche eintritt, wenn lokal der Luftstrom beim Sprechen, Singen der Schleimhaut zuviel Wasser entzogen hat, aber auch, wenn das Blut des ganzen Körpers eine gröfsere Konzentration erlangt hat. Warum bei letzterer allgemeiner Ursache die Empfindung so lokal und gerade auf diesen Teil beschränkt ist, während doch nicht nur die Nerven der gesamten Darmkanalschleimhaut, sondern überhaupt aller mit sensitiven Nerven versehenen Organe mit demselben wasserarmen Blute in demselben Verkehr stehen, ist nicht anzugeben, ebensowenig als die Art und Weise, wie ein wasserärmeres Blut überhaupt zum Nervenerreger wird. Der Durst kann bekanntlich durch lokale Mittel, durch Anfeuchtung des weichen Gaumens mit Zitronen- oder Essigsäure z. B.,

gestillt werden, ohne daſs dem Gesamtblute die fehlende Wassermenge zugeführt wird; es scheint daraus hervorzugehen, daſs die nächste Ursache der Durstempfindung mangelnder Wassergehalt des die Gaumennervenenden umgebenden Schleimhautparenchyms ist.

Zu dem gleichen Schlusse drängen auch pathologische Erfahrungen an Patienten mit künstlich angelegter Magenfistel, bei welchen die Einführung von Speisen in den geöffneten Magen wohl das Hungergefühl, die Einführung von Flüssigkeiten aber nicht das Durstgefühl zu beseitigen vermochte. Letzteres wich erst dann, wenn der Kranke die durstlöschenden Getränke in seine Mundhöhle eingebracht hatte.

Noch weniger wissen wir von den Verhältnissen des Gemeingefühles, welches als **Hunger** bezeichnet wird und sich bekanntlich sogar zu einer schmerzhaften Empfindung steigern kann. Die nächste Ursache ist der Mangel an Nahrungszufuhr, in welcher Weise indessen dieser Mangel Nerven erregt und welche Nerven, ist nicht bestimmt zu beantworten. Die Verlegung des Sitzes des Hungers in den Magen beruht weniger auf einer bestimmt lokalisierten Empfindung, als auf einer Interpretation derselben aus den bekannten Ursachen und Heilmitteln.

Die einzige Thatsache, aus welcher man mit einigem Rechte folgern könnte, daſs dem Hungergefühle eine Erregung sensibler Magennerven zu Grunde liegt, ist ihrer Bedeutung nach höchst dunkel. Denn gesetzt, es wäre richtig, daſs der Hunger, wenigstens zeitweilig, auch durch Einführung solcher fester Subtanzen in den Magen gestillt werden kann, welche überhaupt unverdaulich und unresorbierbar sind oder doch im Magen trotz längeren Verweilens daselbst nicht verdaut werden, so bliebe dieses Verhalten zu erklären. Die Frage, wie die Anwesenheit indifferenter Fremdkörper im Magen, von welchen anzunehmen ist, daſs sie die Bedeutung mechanischer Reizmittel besitzen, zur Beruhigung der in Thätigkeit begriffenen, das Hungergefühl wachrufenden Magennerven beitragen soll, ist aber ebenso miſslich zu beantworten, wie die, in welcher Weise die Leerheit des Magens einen reizenden Einfluſs auf die ruhenden Nerven auszuüben vermag. Es scheint jedoch, als ob die Thatsache selbst, deren Deutung solche Schwierigkeiten bereitet, keineswegs zweifellos feststeht. Busch gibt wenigstens für den von ihm geschilderten Krankheitsfall[1] an, daſs die Kranke, deren Ernährung von einer sehr hoch gelegenen Darmfistel aus vorgenommen werden muſste, bei Anfüllung des Magens allerdings gewisser lästiger Sensationen in der Gegend des Magens, nicht aber des eigentlichen Hungergefühls ledig wurde. Dieses schwand erst, nachdem eine ausreichende Absorption von Nahrungsstoffen von seiten der Darmschleimhaut erfolgt war. Man hat auch den Hunger als durch die Kontraktion der Magenmuskeln erzeugt betrachtet und daher den Gemeingefühlen der Muskeln zugerechnet; es ist dies jedoch eine sehr unwahrscheinliche Hypothese.

Von dem **Gemeingefühl der Muskeln**, dem wichtigsten Unterstützungsmittel des Tastssinnes, ist bei diesem schon vielfach die Rede gewesen; wir haben die Leistungen dieses Gefühles kennen gelernt und werden denselben noch oft bei andern Sinnen, insbesondere dem Gesichtssinn, begegnen, hier daher nur weniges über sein Wesen.

[1] Vgl. Bd. I. dieses Lehrb. p. 214.

Der scheinbare Sitz der Empfindungen, welche mit jeder Kontraktion unsrer Muskeln verknüpft sind, aus deren Intensitätsgraden wir Schlüsse zu ziehen gewohnt sind bald auf Formen, Gröfse und Gewicht der Tastobjekte, bald auf Richtung des unsre Tastorgane beeinflussenden Druckes und Zuges, ist der bewegte Muskel oder auch seine nächste Umgebung. Strengen wir unsere Muskeln sehr heftig an oder nehmen wir dieselben in relativ kurzen Zeiträumen allzuhäufig in Anspruch, so entwickelt sich an dem gleichen scheinbaren Orte das Gefühl des Muskelschmerzes, dessen gelindere Formen als Müdigkeitsgefühl bezeichnet werden, dessen heftigere in den schmerzhaften Empfindungen des sogenannten Wadenkrampfes den bekanntesten Ausdruck finden. Welche Nerven es sind, deren Erregung die hier aufgezählten Arten der Muskelgefühle bedingt, ist durch den Versuch bisher nicht zu entscheiden gewesen. Es gibt aber dreierlei Arten sensibler Nervenfasern, welche hierbei von Bedeutung sein könnten, diejenigen, welche mit den motorischen Fasern zusammen sich zwischen die Muskelprimitivbündel begeben[1] und dort an letzteren selbst mit pinsel- oder doldenförmiger Zersplitterung des Achsencylinders zu enden scheinen[2], ferner alle jene sensiblen Nervenfasern, welche in die Muskelsehnen eindringen, um hier mit Endapparaten sich zu verbinden, welche von den verschiedenen Beobachtern nicht ganz übereinstimmend unter dem Namen der Endschollen[3], Endkolben[4], GOLGIschen Körper[5] beschrieben worden sind, und endlich diejenigen[6], welche sich in der Nachbarschaft der muskulären Insertionspunkte zu den daselbst häufig vorkommenden PACINIschen Körperchen (s. o. p. 148) des Periosts, der Gelenkhäute u. s. w. hin begeben.

Es ist die Ansicht aufgestellt worden, dafs der Muskelsinn nicht auf wahrgenommenen Erregungen sensibler Nervenfasern beruhe, sondern darauf, dafs der Willensimpuls, welcher durch motorische Fasern einen Muskel in eine Kontraktion von bestimmter Gröfse versetzt, empfunden werde und die Vorstellung von der Art und Gröfse der Muskelanstrengung veranlasse. Nach dem, was wir jetzt über die Organe des Willens und der Empfindung wissen, würde diese Ansicht so auszusprechen sein, dafs vielleicht in der Wurzelzelle einer motorischen Faser im Gehirn oder Rückenmark derselbe unbekannte Prozefs, welcher durch einen Ausläufer eine motorische Faser in Erregung versetzt, durch einen andren einer sensiblen Ganglienzelle sich mitteile und hier den der Empfindung zu Grunde liegenden Prozefs in entsprechender Intensität erwecke. Diese Ansicht, welche von vornherein nicht unwahrscheinlich ist, hat LOTZE[7] bereits durch den Hinweis widerlegt, dafs, wenn eine unsrer Gliedmafsen infolge anhaltender Kompression ihrer Nerven und Blutgefäfse gefühl- und bewegungslos geworden ist, sich also im Zustande des sogenannten Eingeschlafenseins befindet, zwar unsere Willensthätigkeit nach wie vor angestrengt

[1] SACHS, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1874. p. 57.
[2] Vgl. dieses Lehrb. Bd. II. p. 13.
[3] ROLLETT, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1876. III. Abth. Bd. LXXIII. p. 34.
[4] SACHS, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1875. p. 402. — GOLGI, *Rendiconti del reale Istit. Lombardo.* 1878. Fasc. IX. p. 445.
[5] GOLGI, a. a. O. — MARCHI, *Arch. f. Ophthalmol.* 1882. Bd. XXVIII. 1. p. 203.
[6] RAUBER, *Unters. üb. d. Vorkommen u. d. Bedeutung d. Vater'schen Körper.* München 1876. p. 40 u. fg.; *Beitr. z. Biologie*, als Festgabe f. BISCHOFF. 1882. p. 43.
[7] LOTZE, *Med. Pschychologie.* Leipzig 1852. p. 310.

werden kann die zeitlich gelähmte Extremität in Bewegung zu versetzen, das Gefühl der Muskelbewegung hierbei aber fehlt und erst mit dem Wiedererwachen der physiologischen Lebensaktionen an der Peripherie zurückkehrt. LUDWIG[1], welcher ebenfalls den zentralen Ursprung des Muskelgefühls bekämpft, führt namentlich dagegen an, daſs isolierte Erregung rein motorischer Fasern (vordere Nervenwurzeln des Rückenmarks), obwohl sich der durch sie bedingte Thätigkeitszustand nach dem Gesetz des doppelsinnigen Leitungsvermögens zu den zentralen Enden dieser Fasern fortpflanzen muſs, doch, soviel wir wissen, keinerlei Empfindung erregt. Indessen besagt dieser Einwand viel weniger als der von LOTZE erhobene, da der von LUDWIG angezogene Versuch am Menschen nicht anzustellen ist und bei Tieren immer nur das Fehlen von Schmerzempfindungen ergibt, jedoch keinen Aufschluſs darüber erteilt, ob nicht Gefühle andrer Art entstehen. Daſs der Muskelschmerz durch Erregung peripherer sensibler Nervenfasern bedingt sein muſs, geht besonders aus dem Umstande hervor, daſs dieser Schmerz die Kontraktion, also die Erregung der motorischen Nerven, lange Zeit überdauert.

Kitzel und Schauder sind eigentümliche Gemeingefühle, welche an gewissen Stellen der Haut durch leise Berührung hervorgebracht werden, ohne daſs sich nachweisen läſst, wodurch diese Stellen zu diesen Empfindungen, die im Vergleich mit der Geringfügigkeit des Reizes auſserordentlich intensiv erscheinen, befähigt sind. Das Gefühl des Schauders beschränkt sich nicht auf die gereizte Stelle, sondern verbreitet sich, allmählich fortschreitend, über groſse Hautstrecken, offenbar durch Übertragung der Erregung in den Zentralorganen auf die Endorgane andrer, wahrscheinlich vasokonstriktorischer Nervenfasern. Ebensowenig wissen wir über die Entstehung der als Wollustgefühl bezeichneten Gemeinempfindung, welches die Erregung der sensiblen Nerven der Genitalorgane begleitet. Wir können nur vermuten, daſs der spezifische Charakter desselben durch die Gegenwart besonderer Centralorgane bedingt wird, welche die unter Vermittelung besonderer Endapparate, der KRAUSEschen Wollustkörperchen (s. o. p. 147), und deren Nervenfaserfortsetzung empfangenen Druckreize in eigenartiger Form zum Bewuſstsein bringen.

Das Gleichgewichtsgefühl endlich und sein Gegenteil, das Schwindelgefühl, welche in uns richtige beziehungsweise falsche Vorstellungen über das zeitweilige Lageverhältnis unsres Gesamtkörpers hervorrufen, werden zweckmäſsig nicht an dieser Stelle, sondern zusammen mit den Funktionen gewisser zu beiden Gefühlen in Beziehung stehender Zentralorgane abgehandelt.

GESCHMACKSSINN.

§ 90.

Allgemeines.[2] Eine groſse Anzahl flüssiger oder gelöster fester Körper von der verschiedensten chemischen Konstitution sind, sobald sie auf die mit eigenartigen Sinnesorganen ausgerüsteten

[1] LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* Bd. I. 2. Aufl. 1858. p. 489.
[2] Vgl. BIDDER, Art. *Schmecken*, in R. WAGNERS *Handwörtb.* Bd. III. p. 1.

Enden des *nervus glossopharyngeus* (vielleicht auch des *ramus lingualis nervi trigemini*) in der Schleimhaut des Zungenrückens einwirken, Erreger der sogenannten, ihrem Wesen nach nicht definierbaren Geschmacksempfindungen. Man unterscheidet verschiedene Qualitäten der Geschmacksempfindungen, die unter sich ebensowenig vergleichbar sind wie die Empfindungen des roten und blauen Lichtes, die wir aber auch nicht einmal, wie die verschiedenen Farbenempfindungen, auf bestimmte physikalische und chemische Differenzen der sie erregenden äufseren Ursachen zurückzuführen imstande sind. Als solche Qualitäten sind zu bezeichnen der saure, alkalische, bittere und süfse Geschmack; von jeder solchen Geschmacksqualität haben wir eine treue subjektive Vorstellung, objektiv lassen sie sich nur durch Nennung solcher Substanzen, welche die eine oder die andre in besonders intensiver Weise erregen, charakterisieren, der süfse Geschmack als der von Zucker erregte u. s. w. Alle diese Empfindungsformen werden schon sehr frühzeitig vom Neugeborenen unterschieden.[1] Im gewöhnlichen Leben werden der Geschmacksqualitäten noch weit mehr unterschieden, allein ein grofser Teil derselben sind keine wahren Geschmacksempfindungen, sondern entweder Tast- oder Gemeingefühlsempfindungen, oder Kombinationen von Tast- und Geruchsempfindungen. So sind z. B. der brennende, kratzende, scharfe, zusammenziehende Geschmack Tastempfindungen, die zum Teil in Schmerz übergehen können, der kühlende Geschmack eine Temperaturempfindung, der aromatische Geschmack zumeist eine reine Geruchsempfindung, welche der gleichzeitigen Tastempfindung auf der Zunge, oder auch einer gleichzeitigen wirklichen Geschmacksempfindung (bitter, süfs, sauer) wegen fälschlich als Geschmacksempfindung ausgelegt werden. Verhindert man beim Genufs aromatischer Substanzen den Zutritt der mit dem Riechstoff derselben geschwängerten Luft zur Nasenhöhle, so fällt der aromatische Geschmack weg. Nicht riechbare Substanzen erzeugen auch keine sogenannte aromatische Geschmacksempfindung. Das Zustandekommen von Geschmacksempfindungen ist auf bestimmte Teile der Zunge und der Mundhöhle beschränkt. Am sichersten lassen sich diese Teile nach einem von E. NEUMANN[2] angegebenen Verfahren feststellen, wenn man die Pole einer konstanten elektrischen Kette mit unverändertem Abstand von ungefähr 5 mm auf der Schleimhaut der Mundhöhle herumführt und notiert, wo der positive Pol sauren Geschmack auslöst. Hierbei ermittelt sich bald, dafs diese Wirkung des galvanischen Stromes nur an der Zungenspitze, ferner auf einem ungefähr 4—6 mm breiten Saume der Zungenränder und dem hinteren Teile des Zungenrückens, endlich noch am weichen Gaumen und dem unteren Teile des

[1] KUSSMAUL, citiert nach PREYER, *Die Seele d. Kindes.* Leipzig 1882. p. 74.

[2] E. NEUMANN, *Königsberger med. Jahrb.* 1864. Bd. IV. p. 1, u. HENLE-MEISSNERS *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol. im Jahre* 1864. p. 554.

arcus palato-glossus erzielt werden kann. Ob die noch hinter der Zungenwurzel gelegenen Teile des Pharynx und Larynx Geschmackssinn besitzen oder nicht, ist durch das Experiment äuſserst unbequem zu entscheiden, kann aber auf Grund gewisser weiter unten zu erwähnenden histologischen Daten kaum bezweifelt werden.

Ältere Beobachter (MAGENDIE, RICHERAND[1]) haben, wie es scheint, zwischen Tast- und Geschmacksempfindungen nicht strenge unterschieden und daher den Sitz des Geschmackssinns nicht nur in die gesamte Schleimhaut der Mundhöhle, des Schlundkopfs und der Luftröhre verlegt, sondern sogar die Zähne als Sitz desselben bezeichnet. Im Gegensatz dazu behaupteten WAGNER und BIDDER[2], daſs nur der hintere Teil des Zungenrückens wahre Geschmacksempfindungen zu vermitteln imstande sei. J. MUELLER[3] erkannte indessen dem Geschmackssinn wiederum eine gröſsere Ausbreitung zu und glaubte auch den weichen Gaumen neben der Zungenwurzel als Geschmacksorgan ansehen zu müssen, und VALENTIN[4] kehrte fast vollständig wieder auf den Standpunkt der ältesten Untersucher zurück, indem er nicht allein der ganzen Zungenoberfläche, also auch ihrer Unterseite, sondern auch den hinteren Gaumenbögen, den Mandeln, der Umgebung des Kehldeckels und dem der Zungenwurzel gegenüberstehenden Teile des Schlundkopfes Geschmacksempfindungen zusprach. SCHIRMER[5] ist durch Versuche an sich zu dem Resultat gelangt, daſs auſser dem hintersten Teile des Zungenrückens auch die Zungenspitze und Zungenränder, auſserdem auch der obere Teil des weichen Gaumens, und in ganz ausgezeichneter Weise der untere Teil des *arcus glossopalatinus* zur Aufnahme von Geschmackseindrücken befähigt sei. KLAATSCH und STICH[6] rechnen ebenfalls zur Geschmacksprovinz auſser dem Zungenrücken im hinteren Dritteil einen 2—4''' breiten Saum des Zungenrandes und einen Teil des weichen Gaumens, DRIELSMA[7] auſserdem noch Uvula und harten Gaumen. URBANTSCHITSCH[8] endlich, einer der neuesten Beobachter dieses Gebietes, schlieſst sich ziemlich genau den Angaben VALENTINS an, nur bestreitet auch er mit der Mehrzahl der übrigen Beobachter die Geschmacksfähigkeit des eigentlichen Zungenrückens. Die mannigfachen Abweichungen der von verschiedenen Experimentatoren erhaltenen Resultate erklären sich zum Teil daraus, daſs die Schmeckstoffe sich bei ihrer direkten Applikation auf die zu prüfende Schleimhautstelle durch Diffusion in den Mundflüssigkeiten mitunter weiter verbreitet haben mögen, als beabsichtigt war, und folglich ihre Wirkung nicht bloſs auf den ursprünglichen Applikationsort beschränkten. Zum Teil müssen aber auch individuelle Eigentümlichkeiten das Versuchsergebnis beeinfluſst haben, wie daraus hervorzugehen scheint, daſs von einigen Seiten, z. B. auch von O. FUNKE[9], die Geschmacksfähigkeit der ausgestreckten Zungenspitze gänzlich geleugnet wird, während Eintauchen der letzteren in verdünnte Essigsäure oder Betupfung derselben mit einem Stückchen Zucker thatsächlich bei sehr vielen Menschen deutliche, auf die Zungenspitze selbst bezogene Geschmacksempfindungen zu erwecken pflegt. Überdies scheint auch das Alter der geprüften Personen bei Experimenten dieser Art wesentlich in Betracht zu kommen, denn nach URBANTSCHITSCH sollen Kinder unfraglich Geschmacksempfindungen auch auf der Schleimhaut des harten Gaumens und der Wangen, wo sie bei Erwachsenen wohl ausnahmslos fehlen, zu erkennen geben.

---

[1] MAGENDIE, *Précis élém. de physiol.* 4. Edition. 1836. T. I. p. 137. — RICHERAND, *Nouv. élém. de physiol.* T. II. p. 61.
[2] R. WAGNER, *Lehrb. d. Physiol.* 3. Aufl. Leipzig 1845. p. 337. — BIDDER, a. a. O.
[3] J. MUELLER, *Handb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1840. Bd. II. p. 490.
[4] VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. 1850. Bd. II. p. 551.
[5] SCHIRMER, *Nonnullae de gustu disquis.* Diss. inaug. Greifswald 1856; *Deutsche Klinik.* 1859. No. 13, 15 u. 18.
[6] KLAATSCH u. STICH, *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XIV. p. 225.
[7] DRIELSMA, *Onderzoek. ov. d. zetel v. het smaakzuiting.* Diss. inaug. Groningen 1859.
[8] URBANTSCHITSCH, *Beob. üb. Anomalien. d. Geschmacks etc.* Stuttgart 1876.
[9] O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. 1864. Bd. II. p. 77.

Schwieriger als die periphere Ausbreitung der Geschmacksnerven sind ihre Bahnen nach dem Zentralorgane hin zu bestimmen. Von den drei Gehirnnerven, welche Zunge und Mundhöhle mit Nervenfasern versorgen, ist zwar der eine, der *n. hypoglossus*, entschieden frei von geschmackvermittelnden Fasern, in bezug auf die beiden noch übrigen, den *n. trigeminus* und den *n. glossopharyngeus*, ist es dagegen lange Zeit höchst zweifelhaft gewesen, ob sie alle beide oder ob nur der letztgenannte Nerv als Geschmacksnerv zu bezeichnen sei. Die Ursache dieser Unsicherheit lag hauptsächlich in dem Umstande, daſs gewisse pathologische Erfahrungen beim Menschen die Beweiskräftigkeit der an Tieren erlangten Versuchsergebnisse in Frage stellten. PANIZZA und nach ihm VALENTIN[1] hatten allerdings experimentell dargethan, daſs stark bittere in Milch gelöste Substanzen (Koloquinten), welche eben nur die Geschmacksnerven zu erregen imstande waren, nicht etwa sich auch andern Sinnesorganen, Auge, Nase, Tastsinn, kenntlich machten, z. B. einen charakteristischen Geruch besaſsen oder unangenehme Tastempfindungen, Brennen und Kratzen auf der Zunge, erweckten, nach Durchschneidung der *nn. glossopharyngei* ohne Zögern von Tieren verschluckt werden, welche in normalem Zustande und selbst nach Durchtrennung beider *rami linguales* eben diese Stoffe mit Abscheu zurückweisen. Angesichts der pathologischen Beobachtungen an Menschen aber, nach welchen die Beschädigung der im *ram. lingualis* enthaltenen Fasern der *chorda tympani* die Geschmacksfähigkeit des entsprechenden Zungenrandes bis zur Spitze aufhebt oder doch jedenfalls schwächt, war hieraus kaum mit Bestimmtheit zu entnehmen, daſs der periphere Stamm des *n. glossopharyngeus* bei Tieren sämtliche Geschmacksfasern beherberge, geschweige denn, daſs dem *ramus lingualis* des Menschen sämtliche fehlen müſsten. Es bedurfte erst einer umständlichen physiologisch-anatomischen Analyse der bekanntgewordenen Krankheitsfälle, um der Überzeugung Raum zu schaffen, daſs auch in ihnen zum mindesten kein apodiktischer Beweis gegen die ausschlieſsliche Bedeutung des *n. glossopharyngeus* als Geschmacksnerven zu erblicken wäre. Denn wie CARL[2], welcher an sich selbst eine einseitige Geschmackslähmung des Zungennerven als Folge einer Mittelohrentzündung zu studieren Gelegenheit hatte, wahrscheinlich gemacht hat, stammen die Geschmacksfasern des *ram. lingualis* möglicherweise alle aus den Anastomosen des Glossopharyngeus mit dem dritten Aste des Trigeminus her.[3] Hiernach würde also der Glossopharyngeus wenigstens in der Nähe seines zentralen Ursprungs alle geschmackvermittelnden Nervenfasern der Mundhöhle

---

[1] PANIZA, *Vers. üb. d. Verrichtungen d. Nerven.* A. d. Italienischen. Erlangen 1836. p. 43. — VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. Bd. II. p. 393.

[2] CARL, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1875. Bd. X. p. 152.

[3] HENLE, *Handb. d. system. Anat.* Bd. III. p. 418. Braunschweig 1868.

führen und mithin dennoch als alleiniger Geschmacksnerv anzusehen sein. Was die zentripetalleitenden Trigeminusfasern des *ram. lingualis* anbetrifft, so ermöglichen dieselben nur die eigentlichen Tastempfindungen und wohl auch jene fälschlich sogenannten Geschmacksempfindungen, welche wir oben zu den Tastempfindungen verwiesen haben.

Der Weg, welcher nach Carl den Fasern des Glossopharyngeus offen steht, um zum *ram. lingualis* des dritten Trigeminusastes zu gelangen, ist durch die Nervenbahn zwischen *ganglion petrosum* des Glossopharyngeus, *plexus tympanicus*, *n. petrosus superficialis minor* und *ganglion oticum* am dritten Aste des Trigeminus bezeichnet. Ein kleiner Teil der Glossopharyngeusfasern scheint sich nach ihm vom *plexus tympanicus* zum *ganglion geniculatum* des *n. facialis* abzuzweigen, steigt sodann in der Bahn des letzteren abwärts, gelangt von da in die vom Facialis abtretende *chorda tympani* und mit derselben endlich auch zum *n. lingualis*.

Nachdem somit das Gebiet, auf welchem Geschmacksempfindungen ausgelöst werden können, und die Nervenbahn, welche dieselben vermittelt, annähernd festgestellt worden ist, bleibt uns noch übrig die Histologie nach der Beschaffenheit der peripheren Endapparate der Geschmacksnerven zu befragen, welche zum ersten Empfange der adäquaten Geschmacksreize bestimmt sind, und deren Anwesenheit nach den früher erörterten Grundsätzen der Sinnesphysiologie vorausgesetzt werden mufs.

HISTOLOGIE DER GESCHMACKSORGANE.

§ 91.

Die histologische Untersuchung unsers Geschmacksorgans knüpft zweckmäfsigerweise an die physiologische Thatsache an, dafs unter allen Orten unserer Mundhöhle der hintere Teil des Zungenrückens unfraglich die gröfste Empfindlichkeit gegen Geschmacksreize zeigt, und sucht zunächst die Abweichungen festzustellen, welche zwischen dieser physiologisch so ausgezeichneten Region und den übrigen Teilen der Zungenschleimhaut bestehen. Vergleicht man in der angegebenen Absicht verschiedenen Bezirken entnommene Gesamtquerschnitte der Zunge, so findet man im allgemeinen, dafs sich die bindegewebige Grundlage ihrer Schleimhaut analog dem Corion der Cutis vielfach gegen den Epithelüberzug erhebt und Papillen bildet, welchen keineswegs überall ein gleichartiges Aussehen zukommt. Die verbreitetste Form derselben ist die Pyramidenform der *papillae filiformes*, deren dünne fadenförmige Spitzen von einem dicken, bei Tieren häufig verhornten Epithelmantel umhüllt werden und in ihrem Bindegewebsstratum ausnahmslos eine einfache Blutkapillarschlinge beherbergen. In geringerer Zahl zwischen ihnen zerstreut, namentlich aber über die obere Fläche der Zungenspitze und der Zungenränder verteilt, trifft man die zweite gefäfsreichere Form der Papillen an, welche mit dünnerem Epithelbeleg versehen sind und ihrer pilzförmigen Gestalt halber als *papillae fungiformes* bezeichnet werden. Ausschliefslich auf das hintere Ende des Zungenrückens beschränkt und dort zu je 4—5 in zwei Reihen geordnet, welche sich unter einem spitzen mit dem Scheitel gegen den Pharynx gekehrten Winkel schneiden, begegnet man endlich der dritten Form

der Zungenpapillen, den *papillae circumvallatae* (Fig. 90, nach SCHWALBE). Au gezeichnet durch ihre Gröſse, die zahlreichen kleinen *papillae filiformes*, welcl ihren platten Gipfel bekleiden, die Ringfurche, welche ihre Basis umzieht un auf ihrem Boden mehrfache Öffnungen kleiner Drüsengänge enthält, vor alle aber durch ihre Lage an dem physiologisch bedeutungsvollsten Punkte der Zunge, fallen sie auch an mikroskopischen Schnittpräparaten durch ihren Reichtum an markhaltigen, besonders jedoch an marklosen Nervenfasern (SCHWALBE) auf, deren Herkunft aus dem Glossopharyngeusstamme unschwer nachzuweisen ist, und deren ferneres Verhalten für uns von dem gröſsten Interesse sein muſs. Wie REMAK zuerst entdeckte, KOELLIKER, SCHIFF, SZABADFOELDI und SCHWALBE bestätigten, enthalte sowohl der Stamm als auch die feineren Papillenäste des Glossopharyngeu Ganglienzellen.[1] Was den Verlauf der beiden Arten von Nervenfasern inne halb der umwallten Papillen anbelangt, so steigen die markhaltigen Fibrille nach SCHWALBES Beobachtungen divergierend zum flachen Gipfel derselben empor, während die marklosen gleich nach ihrem Eintritte in die Papillenbasis wirtelförmig auseinanderweichen und vorzugsweise den Seitenflächen der Papille zustreben. Unterhalb des Epithelüberzugs der letzteren scheinen sie beide einen engmaschigen, marklosen Endplexus zu bilden, von welchem eine nähere Beziehung zu gewissen Elementen des Epithelbelegs wohl wahrscheinlich gemacht, aber noch keineswegs direkt erkannt worden ist. Das dünn geschichtete Pflasterepithel der umwallten Papillen gleicht in allen Punkten demjenigen der übrigen Mundhöhle und gewährt nur insofern ein etwas abweichendes mikroskopisches Bild, als sich namentlich auf den Seitenflächen der Papillen zwischen seine zelligen Elemente eigentümliche Gebilde eingelagert finden, welche von G. SCHWALBE und von LOVÉN[2] ziemlich gleichzeitig gesehen worden sind und den Namen der Geschmacksknospen, Geschmacksbecher, Geschmackskolben erhalten habe Ihrer äuſseren Form nach erscheinen dieselben als ovale, beim Mensche 77 bis 81 μ lange, 33 μ dicke, im ganzen tonnenförmig gestaltete Organe (Fig. 9 nach SCHWALBE), deren gekrümmte Seitenwandung von spindelförmigen, in d breiteren Mitte einen elliptischen Kern führenden Zellen zusammengesetzt wir

Fig. 90.

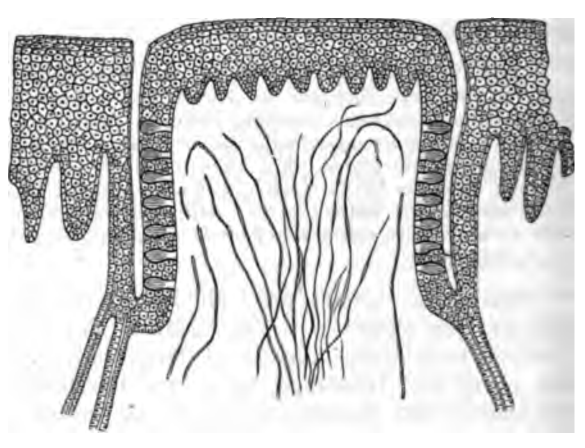


Fig. 91.



[1] REMAK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 469, u. 1852 p. 58. — KOELLIKER, *Verh d. physik.-med. Ges. zu Würzburg.* 1851. Bd. II. p. 11 u. 12; *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. 186 p. 349. — SCHIFF, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1853. Bd. XI. p. 377. — SZABADFOELDI, *Arch. f. path Anat.* 1867. Bd. XXXVIII. p. 182. — G. SCHWALBE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1868. Bd. IV. p. 15

[2] G. SCHWALBE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 504, u. 1868 Bd. IV. p. 154. LOVÉN, ebenda. 1868. Bd. IV. p. 96.

welche wie die Deckblätter einer Blumenknospe nebeneinander gelagert sind und als Deckzellen (Fig. 92*a*) beschrieben werden. Das zentrale, oft vielfach gespaltene Ende der letzteren sitzt dem Bindegewebe der Papille unmittelbar auf, das periphere reicht bis zur freien Oberfläche und läuft daselbst, wie es scheint, in kleine aufrecht stehende Härchen aus (SCHWALBE); die Körper der Deckzellen grenzen ihrer ganzen Länge nach eng aneinander und lassen nur zwischen ihren peripherischen, fein behaarten Spitzen eine kleine, runde Öffnung frei, durch welche der innere von ihnen umschlossene Hohlraum der Geschmacksknospen direkt mit der Mundhöhle kommuniziert und für die Flüssigkeiten derselben zugänglich ist. Dieser Hohlraum ist indessen keineswegs ganz leer, sondern im Gegenteil fast vollständig ausgefüllt von besonderen Zellen, den Geschmackszellen, welche nach SCHWALBE zwei Hauptformen besitzen und demgemäfs von ihm in Stab- und Stiftzellen gesondert werden (Fig. 92 *b*, *c*). Beide Arten der Geschmackszellen sind von langgestreckter Gestalt, schliefsen ovale, in der Mitte zwischen peripherem und zentralem Ende gelegene, nicht immer mit deutlichen Kernkörperchen versehene Kerne ein, und unterscheiden sich von den Deckzellen namentlich dadurch, dafs ihr Körper fast unmittelbar unterhalb des Kernes in einen dünnen, glänzenden, oft unregelmäfsige Varikositäten zeigenden Fortsatz übergeht, welcher der bindegewebigen Grundlage der Papille öfters mit knopfförmiger Anschwellung aufzusitzen scheint, und dafs ihr peripheres Ende nicht die Form einer Spitze, sondern die einer abgestutzten Fläche besitzt. Stab- und Stiftzellen differieren nur insofern wesentlich untereinander, als das abgestutzte, sich mitunter gabelig teilende periphere Ende der letztern ein bis zwei feine hellglänzende Stiftchen trägt, welche, wie frische oder gut in Überosmiumsäure erhärtete Präparate lehren, aus der Öffnung der Geschmacksknospen etwas hervorragen, das der ersteren gleichmäfsig breit ohne jeglichen Aufsatz abschliefst. Die Zahl der Geschmacksknospen, welche den Seitenflächen einer umwallten Papille aufsitzen, variiert beim Menschen zu erheblich, um die Angabe eines Durchschnittswertes zu rechtfertigen, beim Schafe und beim Rinde, bei welchen Tieren eine gleichmäfsigere Verteilung der fraglichen Bildungen stattfindet, kommen nach SCHWALBE ungefähr 480 bis 1760 Geschmacksknospen auf eine Papille. Was endlich ihre Verbreitung im Tierreiche anbetrifft, so wurden sie auf der Zunge der Säugetiere, soviel deren überhaupt untersucht worden sind, niemals vermifst; bei den Reptilien und Vögeln sind Geschmacksknospen bisher nicht aufgefunden worden, ebenso wenig beim ausgewachsenen Frosche. Bei diesem trägt jedoch das abgeflachte Plateau der vom Glossopharyngeus versorgten pilzförmigen Zungenpapillen ein eigentümlich geformtes Epithel, dessen zuerst von BILLROTH als auffällig erkannte, sodann von AXEL KEY unter M. SCHULTZES Leitung näher untersuchte Formen in vielfacher Beziehung den Geschmackszellen der Säugetiere gleichen und denselben vielleicht auch homolog zu setzen sein dürften.[1] Merkwürdigerweise ist hingegen nach einer interessanten Beobachtung F. E. SCHULZES[2] die ganze

Fig. 92.



[1] BILLROTH, *Deutsche Klinik.* 1857. No. 21; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 159. — FIXSEN, *De linguae raninae textura disquis. microscop.* Diss. inaug. Dorpat 1857. — AXEL KEY, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 329. — TH. W. ENGELMANN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1867. p. 785, u. *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1866. Bd. XVIII. p. 142.

[2] F. E. SHCULZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 407, vgl. auch S. STRICKER, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXVI. p. 3.

Mundkiemenhöhle von Froschembryonen, solange sie auf Kiemenatmung und pflanzliche Nahrung angewiesen sind, mit echten, in spätern Entwickelungszuständen untergehenden Geschmacksknospen besät. Bei Fischen hat F. E. Schulze gewisse von Leydig zuerst entdeckte becherförmige Bildungen im Epithel der Oberhaut als Geschmacksorgane gedeutet.[1]

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, ist die Auffassung der eben beschriebenen kleinen Organe als Nervenendorgane des Glossopharyngeus histologisch noch keineswegs als gesichert anzusehen. Indessen läfst ihr reichliches Vorkommen gerade auf derjenigen Stelle der menschlichen Zunge, welche anerkanntermafsen der Sitz der intensivsten Geschmacksempfindungen ist, ganz besonders aber ihr totaler Untergang nach Durchschneidung des Glossopharyngeus (Vintschgau und Hoenigschmied[2]) kaum daran zweifeln, dafs die Bedeutung, welche man ihnen allgemein beilegt, ihnen auch wirklich zukommt. Wir werden daher schwerlich fehl gehen, wenn wir alle Orte der Mundhöhle, auf welchen sich Geschmacksknospen nachweisen lassen, zur Vermittelung von Geschmacksempfindungen für befähigt erachten und die histologischen Errungenschaften zur Kontrolle und Präzisierung der physiologischen Ermittelungen über die Ausbreitung des Geschmacksinns in unsrer Mundhöhle verwerten. Es handelt sich eben einfach darum, sämtliche Regionen der letzteren auf die Anwesenheit von Geschmacksknospen zu untersuchen. Stellen wir die von verschiedenen Beobachtern[3] in dieser Hinsicht erlangten Resultate zusammen, so ergibt sich, dafs Geschmacksknospen aufser auf den Seitenflächen der *papillae circumvallatae* auch auf der freien Oberfläche derselben und in dem Epithel der gegenüberliegenden Wallseite der Ringfurche, ferner auf der Oberfläche der *papillae fungiformes*, in den freien Papillen des weichen Gaumens, auf der unteren Fläche der Epiglottis, den oberen Partien der Hinterfläche des Larynx und der Innenfläche des *proc. arytaenoideus* aufgefunden worden sind. Hiernach werden also die Angaben derjenigen Forscher aufs beste bestätigt, welche nicht nur dem hinteren Teile des Zungenrückens, sondern auch dem oberen Teile des Larynx, dem weichen Gaumen, den Zungenrändern und der Zungenspitze Geschmacksfähigkeit zuerkannt haben. Dafs dieselbe an letzteren beiden Orten mitunter fehlt (O. Funke), selbst bei intaktem *plexus tympanicus* im Mittelohre, kann möglicherweise dadurch bedingt sein, dafs die hier auf den pilzförmigen Papillen untergebrachten Geschmacksknospen infolge ihrer weniger geschützten Lage besonders leicht beschädigt und infolgedessen in ihrer normalen Funktionierung behindert werden. Die meisten hier genannten Fundorte von Geschmacksknospen erhalten zweifellos neben Fasern von andern Nervenstämmen auch solche vom Glossopharyngeus; ob alle, oder wenn alle, ob nur Glossopharyngeusfasern zu den epithelialen Endapparaten des Geschmacksinns hin verlaufen, bleibt zu untersuchen. Einen Weg, auch über diesen Punkt Aufschlufs zu erhalten, bietet vielleicht das Wallersche Verfahren: man durchschneidet die einzelnen in Frage kommenden Nerven und erkennt die Provinz ihrer peripherischen Ausbreitung an der Anwesenheit fettig degenerierter Primitivröhren. Schliefslich bedarf noch der Erwähnung, dafs nach A. Hoffmann die Verbreitung der Geschmacksknospen in der Mundhöhle bei zunehmendem Alter Einschränkungen erleidet und namentlich in den früheren Altersepochen bei weitem gröfser als in den späteren ist, eine Beobachtung, mit welcher die oben angeführten experimentellen Ermittelungen von Urbantschitsch in gutem Einklange stehen. Über das Vorkommen von Pacinischen Körperchen und von Endkolben im Bindegewebsstratum der Zunge,

[1] F. Leydig. *Ztschr. f. wiss. Zoologie.* 1851—52. Bd. III. p. 3. — F. E. Schulze, ebenda. 1862. Bd. XII. p. 218, u. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 153.

[2] Vintschgau u. Hoenigschmied, Pfluegers *Arch.* 1876. Bd. XIV. p. 443.

[3] Aufser den schon citierten Arbeiten von Schwalbe u. Lovén vgl. v. Verson, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1868. Bd. LVII. p. 1093. — H. v. Wyss. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 237. — W. Krause, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 25, u. *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. 1876. Bd. I. p. 190. — A. Hoffmann. *Arch. f. pathol. Anat.* 1875. Bd. LXII. p. 516. — Davis, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 158.

Bildungen, welche offenbar nur als Endapparate von Tastnerven anzusehen sind, ist bereits oben (p. 147) berichtet worden.

§ 92.

Die Geschmacksempfindungen. Es ist bereits in der Einleitung erwähnt worden, daſs wir von der Natur der erregenden Ursachen der Geschmacksempfindung äuſserst wenig wissen; wir kennen wohl die Substanzen, welche unter gewissen Bedingungen Geschmacksempfindung erzeugen, allein, was ihnen die Qualität des Schmeckbaren gibt, welche charakteristische Beschaffenheit sie von den geschmacklosen Substanzen unterscheidet, welche Modifikationen dieser Beschaffenheit die verschiedenen Qualitäten der Geschmacksempfindungen bedingen, ist gänzlich unbekannt. Weder die physikalische noch die chemische Analyse der schmeckbaren Körper hat hierüber Aufschluſs gegeben. Wir finden Substanzen von gleichem oder sehr ähnlichem physikalischen Verhalten, von derselben atomistischen Zusammensetzung, von denen die eine intensive Geschmacksempfindungen erregt, die andre völlig geschmacklos ist, oder die eine süſs, die andre sauer oder bitter schmeckt; zwei süſsschmeckende Körper können die verschiedenste chemische Zusammensetzung haben. So schmeckt Zucker süſs, ein andres lösliches Kohlenhydrat, das Glykogen, gar nicht; essigsaures Blei schmeckt süſs, schwefelsaure Magnesia bitter, ebenso bitter aber auch das chemisch mit dem Bittersalz garnicht vergleichbare organische Alkaloid: Chinin. Wie gezeigt wurde, ist auch für den Geschmacksnerven der elektrische Strom Erreger. So viel indessen über diese Erregung schon in älterer Zeit, insbesondere von Volta, Pfaff, Lehot, Ritter und später von Rosenthal experimentiert worden ist, so genau von physikalischer Seite dieser Erreger bekannt ist, so wenig wissen wir doch auch hier über den kausalen Zusammenhang zwischen dem erregenden Agens und der Geschmacksempfindung. Der elektrische Strom bringt eine doppelte Empfindung auf den geschmacksfähigen Mundflächen hervor, und zwar am positiven Pol einen stark sauren Geschmack, am negativen einen alkalischen. Diese Geschmacksempfindungen entstehen, ebenso wie die Gemeingefühle der Haut, nicht bloſs beim Schlieſsen und Öffnen der Kette und plötzlichen Dichtigkeitsschwankungen des Stromes, sondern dauern mit dem konstanten Strome fort. Eine Erklärung der erwähnten Stromwirkungen ist schwierig zu geben. Es ist wohl denkbar, daſs der elektrische Strom durch Elektrolyse der die Nervenenden umspülenden Parenchymflüssigkeit Stoffe frei macht, andre an der Kathode, andre an der Anode, welche die spezifische Qualität der elektrischen Empfindung durch ihre Einwirkung auf die Enden der Nerven bedingen. Daſs es nicht die elektrolytische Zersetzung des Speichels durch den Strom ist, welche die dauern-

den Geschmacksempfindungen erzeugt, hat bereits VOLTA bewiesen, indem er zeigte, dafs der saure Geschmack am positiven Pol noch eintritt, wenn dort die Zunge von einer alkalischen Flüssigkeit benetzt ist (wenn man denselben in Form eines zinnernen mit alkalischer Flüssigkeit gefüllten Bechers zum Munde führt). Ebenso schlagend sind die Versuche, durch welche ROSENTHAL die Ableitung der sauren und alkalischen Empfindung aus der elektrolytischen Entstehung von Säure und Alkali an der Oberfläche der Zunge widerlegt hat; alle diese Versuche gehen darauf hinaus zu zeigen, dafs jene spezifischen Empfindungen auch dann entstehen, wenn der Strom der Zunge durch solche Leiter zugeführt wird, an deren Grenze keine Elektrolyse stattfindet. Freilich ist die Möglichkeit nicht direkt widerlegt, dafs der elektrische Strom die innere, aus dem Blute abgesonderte Parenchymflüssigkeit in der nächsten Umgebung der Nervenenden zersetzt und dadurch jenen dauernden Geschmack erzeugt, ein Einwand, welcher umsomehr Beachtung verdient, als elektrische Erregung der Geschmacksflächen mit alternierenden, gleich starken, diskontinuierlichen Strömen, wobei die allmähliche Anhäufung elektrischer Produkte fast vollkommen vermieden ist, gar keine Geschmacksempfindungen auslöst (GRUENHAGEN).[1]

So wenig wir nun die Eigenschaften kennen, welche eine Substanz schmeckbar machen, so kennen wir doch einigermafsen die Bedingungen, unter welchen sie eine Geschmacksempfindung zu erregen imstande ist, die Bedingungen ferner, von welchen die Intensität der Geschmacksempfindung abhängt. Die wichtigste derselben ist, dafs der schmeckbare Körper in flüssiger Form auf die Geschmacksflächen einwirkt, sei es, dafs er ursprünglich flüssig ist, dafs er in Wasser gelöst in die Mundhöhle eingeführt wird, oder sich erst in der wässerigen Mundflüssigkeit löst. Ein in Wasser unlöslicher Körper verursacht überhaupt keine Geschmacksempfindung; anderseits sind aber, wie jeder weifs, nicht alle in Wasser löslichen Substanzen schmeckbar. Auch steht die Intensität der Geschmacksempfindung, die ein Körper erregt, durchaus nicht immer in bestimmtem Verhältnis zum Grade seiner Löslichkeit, es gibt schwerlösliche Körper, welche eine aufserordentlich intensive Empfindung erregen, und leichtlösliche, welche nur sehr schwach schmecken. Dagegen hängt die Intensität des Geschmackes bei einem bestimmten Körper von der Konzentration ab, in welcher seine Lösung auf die Zunge gebracht wird. Damit derselbe überhaupt Geschmack erregt, ist ein gewisser Konzentrationsgrad der Lösung erforderlich, bei gewisser Verdünnung hört der Geschmack auf. Dieser Konzentrationsgrad ist bei verschiedenen Geschmacksobjekten aufserordentlich verschieden, manche erregen in der ver-

[1] Vgl. die Litteraturangaben bei DU BOIS-REYMOND, *Unters. üb. thier. Elektricität.* Bd. I p. 283 u. 389. — I. ROSENTHAL, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 217. — GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1872. Bd. VI. p. 174.

dünntesten Lösung noch Geschmack, andre erst bei hohen Konzentrationsgraden. VALENTIN[1] hat durch zahlreiche Versuche für eine Anzahl Substanzen die Grenze der Verdünnung, bei welcher eben noch eine merkliche Geschmacksempfindung entsteht, zu bestimmen gesucht. Die von ihm geprüften Stoffe ordnen sich in folgende Reihe, in welcher jedesmal das nächst tiefere Glied, ohne dem Geschmack zu entschwinden, eine stärkere Verdünnung verträgt, als das voranstehende: Sirup, Zucker, Kochsalz, Aloëextrakt, Chinin, Schwefelsäure. Wodurch diese Verschiedenheiten bedingt sind, von welchen Eigenschaften die Stellung einer Substanz in dieser Reihe abhängt, ist gänzlich unbekannt. Wie kleine Quantitäten gewisser Schmeckstoffe zur Auslösung einer deutlichen Geschmacksempfindung hinreichen, lehren die sorgfältigen Versuche CAMERERS, nach dessen Berechnung 0,0024 mg Kochsalz gerade noch genügen würden, um auf den pilzförmigen Papillen des Zungenrandes und der Zungenspitze die Empfindung des salzigen Geschmacks hervorzurufen. Mit der vermehrten Konzentration der Lösung gewinnt die Geschmacksempfindung, welche dieselbe verursacht, an Intensität.

Die Intensität des Geschmackes hängt aufser von der Konzentration der Lösung einer schmeckbaren Substanz noch von einer Menge andrer Umstände ab. Sie wächst mit der Gröfse der Fläche, auf welche die Lösung einwirkt, also mit der Zahl der Nervenenden, welche sie erregt; sie wächst ferner mit der Dauer der Einwirkung. Will man den Geschmack einer Lösung genau prüfen, so behält man sie längere Zeit auf der Zunge; die Intensität der Empfindung steigert sich, weil bei längerer Berührung der Lösung mit der Zungenschleimhaut gröfsere Mengen der schmeckbaren Substanz sich in die Nervenenden imbibieren und daher intensiver wirken, vielleicht aber auch, weil mit der Dauer der Erregung das Produkt derselben, die Empfindung, wächst. Es wird ferner die Geschmacksempfindung beträchtlich verstärkt durch Reibung des mit der schmeckbaren Lösung befeuchteten Zungenrückens gegen den harten Gaumen, eine Operation, die wir daher bei dem intendierten Schmecken, dem Kosten, wiederholt auszuführen pflegen. Konzentrierte Zuckerlösung, auf den Rücken der ruhenden herausgestreckten Zunge gebracht, erregt erst nach einiger Zeit einen schwachen süfsen Geschmack, augenblicklich aber einen intensiven, wenn wir den Zungenrücken an den harten Gaumen andrücken. Wahrscheinlich beruht die Verstärkung der Empfindung auch in diesem Falle darauf, dafs die Zungenfläche, namentlich die Spitze und die Ränder derselben, in innigere Berührung mit den Schmeckstoffen gebracht werden und sich daher mit letzteren intensiver imprägnieren. Für die Vermutung, dafs die Enden der Geschmacksnerven infolge des

[1] VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. Bd. II. p. 274. — Vgl. auch CAMERER, PFLUEGERS Arch. 1869. Bd. II. p. 322; *Ztschr. f. Biologie.* 1870. Bd. VI. p. 440.

mechanischen Druckes, welchen sie während der das Kosten begleitenden Bewegungen erleiden, an Erregbarkeit gewinnen, lassen sich thatsächliche Belege nicht beibringen.

Über die zwischen Reiz- und Empfindungsgröfse bestehenden Beziehungen liegen auf dem Gebiete des Geschmackssinns nur wenige experimentelle Untersuchungen vor. Die vorhandenen scheinen im Widerspruch mit dem psychophysischen Gesetze FECHNERS zu lehren, dafs der Quotient aus Reiz und Reizzuwachs $\frac{d\beta}{\beta}$ (s. o. p. 131) für verschiedene Reizgröfsen keinen konstanten Wert besitzt, sondern bei geringen Konzentrationen der Schmeckstoffe, also bei schwachen Reizungen, anfänglich mit Zunahme derselben wächst, nach Überschreitung einer gewissen Grenze dagegen wieder abnimmt.[1]

Die Feinheit des Geschmackssinnes kann durch verschiedene Umstände abgestumpft werden. Trockenheit der Zunge vermindert den Geschmack, weil es eben an der Feuchtigkeit, welche feste Geschmacksobjekte löst und die schmeckbare Lösung zu den Nervenenden trägt, mangelt; ähnliche Ursachen bedingen die Abstumpfung des Geschmackes bei Zungenbeleg, Hyperämie, entzündlichen Zuständen der Zungenschleimhaut. Sehr intensive Geschmackseindrücke vermindern die Empfänglichkeit für nachfolgende, insbesondere für solche von gleicher Qualität.

Das Wesen und die Ursachen des Nachgeschmackes, der subjektiven und der häufig zu beobachtenden verkehrten Geschmacksempfindungen sind wenig genau bekannt. Was den Nachgeschmack betrifft, so weifs man, dafs die Geschmacksempfindung bei manchen Stoffen mit dem Verschlucken derselben aufhört, bei andern, insbesondere bitteren (Chinin), lange Zeit nach dem Verschlucken fortbesteht und selbst durch nachfolgende Geschmackseindrücke andrer Qualität nicht gänzlich verdrängt werden kann. Es ist nicht bestimmt zu sagen, ob dieser anhaltende Nachgeschmack rein objektiv, d. h. durch das Zurückbleiben von Teilchen des Geschmacksobjektes in den Geschmacksorganen bedingt, oder ob er zum Teil wenigstens subjektiver Natur ist, auf einem Fortbestehen des Erregungsprozesses ohne äufsere Ursache beruht. In ersterem Falle wird der anhaltende Nachgeschmack besonders durch solche Stoffe erregt werden, welche in geringen Mengen noch intensive Empfindung erregen und dabei schwer resorbierbar sind, so dafs sie nur langsam und schwierig durch Resorption aus der die Nervenenden umgebenden Parenchymflüssigkeit entfernt werden. Bei einigen bitteren Substanzen ist diese Deutung des Nachgeschmackes sehr wahrscheinlich. Häufig erregen Substanzen in andrem Sinne einen Nachgeschmack, d. h. einen solchen, welcher von andrer Qualität als der ursprünglich erregte ist, süfse Stoffe z. B. einen bitteren

[1] Vgl. FECHNER, *Elem. d. Psychophysik*. Bd. I. p. 108, u. *In Sachen d. Psychophysik* p. 161. — KEPPLER, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 449.

Nachgeschmack, Zucker häufig einen sauern.[1] Die Ursachen dieser differenten Nachwirkungen sind noch nicht ermittelt und können überhaupt erst dann untersucht werden, wenn wir zur Erkenntnis des primären Erregungsvorganges eines Geschmackseindruckes gelangt sein werden. Es ist nicht einmal mit Bestimmtheit zu sagen, ob diese differenten Nachgeschmackserscheinungen den sogenannten komplementären Nachbildern, welche wir bei den Gesichtsempfindungen kennen lernen werden, analog sind, da wir keine komplementären Geschmackserreger kennen. Ebenso mangelhaft ist endlich unsre Kenntnis über die sogenannten subjektiven Geschmacksempfindungen; sicher sind die Mehrzahl derselben insofern objektiv, als ein wirkliches Geschmacksobjekt, wenn auch kein von aufsen in die Mundhöhle eingeführtes, sondern vielleicht ein aus dem Blute ausgeschiedenes, die Nerven erregt. Dafs Geschmacksstoffe vom Blute aus Geschmack erregen können, ist Thatsache; verschluckt man intensiv schmeckende Stoffe in einer Einhüllung (Pillen), so dafs sie direkt auf der Zunge keinen Geschmack erregen, so tritt derselbe zuweilen einige Zeit darauf ein, wenn die Stoffe im Darm resorbiert durch das Blut zur Zungenschleimhaut getragen, oder vielleicht mit dem Speichel ausgeschieden zu den Geschmacksorganen gelangen. Es ist aber auch sehr wohl denkbar, dafs die Geschmacksnerven in einen bittere oder süfse Geschmacksempfindung veranlassenden Erregungszustand geraten können ohne Zugegensein einer Substanz, welche, auf die Zunge gebracht, bitter oder süfs schmeckt, ebenso wie Druck auf den Sehnerven durch Blutkongestion zur Empfindung des Lichtes führt. Die Bedingungen der unter pathologischen Verhältnissen, oft ohne lokale Erkrankung der Zungenschleimhaut, zuweilen eintretenden verkehrten Geschmacksempfindungen, des bitteren Geschmackes z. B., den die verschiedensten Schmeckstoffe erregen, sind nicht anzugeben.

Die Geschmacksempfindungen verknüpfen sich mit Vorstellungen, welche hier ebenso streng, wie bei dem Tastsinn, von dem Inhalt der Empfindung selbst zu trennen sind. Viele solcher Geschmacksvorstellungen gewinnen wir nicht einmal aus den Geschmacksempfindungen selbst, sondern aus den gleichzeitigen Tastempfindungen, welche die Geschmacksobjekte auf der Zunge erregen. Dies gilt von der Vorstellung der Objektivität der Geschmackserreger, wahrscheinlich auch von der Vorstellung des Ortes, an welchem die Geschmacksempfindung erregt wird. Wir verweisen in dieser Beziehung auf die Erörterungen der Entstehung objektiver Vorstellungen und räumlicher Wahrnehmungen beim Tastsinn. Dafs eine Geschmacksempfindung an sich nicht unangenehm, widerlich u. s. w. sein kann, wie die gewöhnliche Bezeichnung lautet, sondern dafs wir es auch hier mit Vorstellungen zu thun haben, welche an

[1] Vgl. HORN, *Über d. Geschmackssinn d. Menschen*, Heidelberg 1825 p. 95. — URBANTSCHITSCH, a. a. O. p. 8.

die Geschmacksempfindung, sehr häufig aber auch nur an die gleichzeitige Tast- oder Geruchsempfindung sich knüpfen, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung.

Der Nutzen des Geschmackssinnes ist jedem Laien klar. Die Geschmacksempfindungen im Verein mit den oft fälschlich dafür gehaltenen Tastempfindungen der Mundhöhle liefern uns charakteristische Merkmale für eine Menge von Substanzen, welche wir in den Verdauungskanal einführen; wir erkennen an diesen Merkmalen die Gegenwart und sogar die relative Menge jener Substanzen in den Nahrungsmitteln, während uns auf andern Wegen gewonnene Erfahrungen belehren, ob die durch die Sinne wahrgenommene Art und Zusammensetzung der Ingesta zuträglich oder schädlich ist. Daſs der Geschmack und die mit den Empfindungen desselben sich verknüpfenden Vorstellungen an sich nicht zur Erkenntnis schädlicher und unschädlicher Substanzen führen, versteht sich von selbst; es gibt bekanntlich eine Menge giftiger Substanzen, welche eine angenehme Geschmacksempfindung veranlassen, anderseits aber auch eine Menge völlig geschmackloser Gifte, zu deren Erkenntnis der Geschmackssinn also nicht einmal mittelbar beitragen kann.

GERUCHSSINN.

§ 93.

Allgemeines. Wie für die bisher erörterten Sinnesempfindungen gibt es auch für die sogenannten Geruchsempfindungen keine Definition, welche das Wesen derselben ausdrückte; leider kennen wir aber auch hier ebensowenig wie beim Geschmackssinn die Natur der erregenden Ursachen. Die Fähigkeit Geruchseindrücke aufzunehmen ist auf den Endigungsbezirk des *nervus olfactorius* in den oberen Teilen der Nasenschleimhaut beschränkt; es entsteht eine Geruchsempfindung, wenn gasförmige oder feste, aber flüchtige Stoffe, welche jene nicht näher definierbare Qualität des Riechbaren besitzen, der atmosphärischen Luft beigemengt durch die Inspirationsbewegungen an jenen mit Geruchssinn begabten Schleimhautflächen vorbeibewegt werden. Man unterscheidet eine groſse Anzahl verschiedener Qualitäten der Geruchsempfindungen, eine weit gröſsere als bei den Gesckmacksempfindungen, ohne daſs sich jedoch dieselben so bestimmt, wie letztere, in bestimmte Kategorien unterbringen lassen. Einige solche Kategorien, wie die des aromatischen Geruches, sind schwankende Begriffe, und in vielen Fällen bleibt es lediglich subjektivem Gutdünken überlassen, ob man eine gegebene Geruchsempfindung zu den aromatischen rechnen will oder nicht. Begriffe, wie der des fauligen Geruchs, bilden keine Kategorien, da fast allen Geruchsempfindungen, die wir dahin zählen, dasselbe Geruchsobjekt (Schwefelwasserstoff) zu Grunde liegt.

und die verschiedenen Nüancen der Empfindung nur durch Beimischung verschiedener andrer Riechstoffe in verschiedenen Mengen bedingt sind. Es bleibt uns daher, wenn wir eine bestimmte Qualität einer Geruchsempfindung bezeichnen wollen, meist nichts übrig, als dieselbe nach der Substanz, welche sie eben hervorbringt, oder welche einen ähnlichen Geruchseindruck in besonders intensiver Weise erzeugt, zu benennen. Übrigens ist von den im gewöhnlichen Leben unterschiedenen Geruchsqualitäten, wie von den Geschmacksqualitäten, eine ziemliche Anzahl solcher zu streichen, welche nicht Geruchs-, sondern Tastempfindungen sind. Dies gilt z. B. von dem stechenden, scharfen Geruch, den wir einer Substanz zuschreiben, welche durch die Tastnerven der Nasenschleimhaut Kitzel oder andre Gemeingefühle erzeugt.[1]

Derjenige Nerv, dessen Erregung die Geruchsempfindungen vermittelt, der *nervus olfactorius*, verbreitet sich mit seinen Endästen in der Schleimhaut der beiden oberen Nasenmuscheln jeder Seite und der Schleimhaut des oberen Teiles der Scheidewand. Die Grenzen seiner Ausbreitung umschreiben das Geruchsorgan; die untere Nasenmuschel, der untere Teil der Scheidewand, der Boden der Nasenhöhle können keine Geruchseindrücke aufnehmen; sie sind dagegen durch ihre reichliche Versorgung mit Fasern des *nervus trigeminus* zu Tastempfindungen, besonders aber zu Gemeingefühlen befähigt. Daſs die untere Nasenmuschel, obwohl sie selbst Geruchseindrücke nicht perzipieren kann, dennoch für das Zustandekommen von Geruchsempfindungen unumgänglich notwendig ist, indem sie den empfindenden Teilen den mit Riechstoffen imprägnierten Luftstrom zuleitet, werden wir unten beweisen. Daſs der *nervus olfactorius* ausschlieſslich der Sinnesnerv des Geruchs ist, lehrt das physiologische Experiment sowohl, als eine Anzahl pathologischer Beobachtungen am Menschen mit völliger Sicherheit. Durchschneidung des Olfactorius bei Tieren hebt das Vermögen, Geruchseindrücke zu empfinden, entschieden auf[2]; Hunde, an welchen dieses Experiment angestellt wird, weisen Fleisch, welches ihnen in Papier gewickelt dargeboten wird, zurück. Durch den Umstand, daſs diese Tiere durch Reflexbewegungen auf die Einatmung von Ammoniakdämpfen antworteten, lieſs sich MAGENDIE[3] verleiten, auch dem Trigeminus das Vermögen, Gerüche zur Wahrnehmung zu bringen, zuzuschreiben; der Irrtum, den er hierbei durch Verwechselung eines Gemeingefühles mit einer Geruchsempfindung beging, leuchtet von selbst ein. Ebenso haben zahlreiche pathologische Erfahrungen gelehrt, daſs angeborener Mangel, Zerstörung oder Lähmung des Olfactorius, z. B. durch Geschwülste, die auf ihn drücken, mit Verlust des Geruchssinnes konstant ver-

[1] Vgl. BIDDER, Art.: *Riechen* in R. WAGNERS *Handwortbch. d. Phys.* Bd. II. p. 916.
[2] Vgl. PRÉVOST, HENLE u. MEISSNER, *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 358.
[3] MAGENDIE, *Précis élém. de physiologie.* 4. éd. T. I. p. 160; *Journ. de physiol.* 1824. T. IV. p. 169.

bunden sind, auch wenn der Trigeminus vollkommen unversehrt und leistungsfähig ist.[1]

Die spezifische Leistung des Olfactorius kann den allgemeinen Prinzipien der Sinnesphysiologie gemäfs nur durch die Gegenwart besonderer peripherer und zentraler Endapparate erklärt werden. Wie der nächstfolgende Paragraph zeigen wird, haben die anatomischen Untersuchungen dieser physiologischen Forderung auch wirklich Genüge geleistet.

HISTOLOGIE DES GERUCHSORGANS.

§ 94.

Mit dem Namen *nervi olfactorii* belegte man früher die beiden an der Basis des Gehirns zutage tretenden Streifen von Nervenmasse, welche vorn die mit dem Namen *bulbi olfactorii* versehenen Anschwellungen bilden. Die Struktur dieser Gebilde, insbesondere der Bulbi, die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte lehren gleich überzeugend, dafs diese Teile nicht mit den peripherischen Stämmen andrer Sinnesnerven zu identifizieren sind, sondern als wahre Hirnteile betrachtet werden müssen. Als *nervi olfactorii* können daher nur die aus den Bulbis entspringenden, durch die *lamina cribrosa* in die Nasenhöhle übertretenden zarten Fäden bezeichnet werden.

Die mikroskopische Untersuchung der letzteren ergibt, dafs dieselben von einer dünnen, durchsichtigen, zahlreiche Zellelemente einschliefsenden Bindegewebshülle umschlossen werden, zwischen deren einwärts gerichteten äufserst zarten Fortsätzen die eigentlichen Olfactoriusfasern eingebettet sind, 3 bis 4 bis 6 bis 7 μ breite[2], blasse, auf der Oberfläche schwach granuliert erscheinende Fasern, welche nach den ziemlich übereinstimmenden Beschreibungen der verschiedenen Autoren deutlich aus einer strukturlosen, oder fein längsstreifigen mit länglichen Kernen besetzten zarten Hüllenmembran und einem zähflüssigen, aus den Schnittflächen tropfenförmig hervorzupressenden Inhalt bestehen.

Die Zweifel, welche über die nervöse Natur dieser Elemente einstmals laut geworden sind[3], haben schon lange jede Berechtigung verloren. Durch M. SCHULTZES[4] treffliche Untersuchung ist wohl für immer festgestellt worden, dafs die soeben geschilderten Röhren in Wirklichkeit nicht eine homogene Flüssigkeit, sondern eine Anzahl ungemein zarter, leicht vergänglicher Fäserchen von weniger als 1 μ Durchmesser enthalten; die Röhren stellen folglich mit Hüllen versehene sekundäre Nervenbündel, die feinen Fäserchen in ihnen marklose Achsencylinder (Achsenfibrillen) der feinsten Art dar, welche an der Peripherie frei heraus- und wahrscheinlich mit den gleich zu beschreibenden Epithelbildungen auf der Oberfläche der Nasenschleimhaut in Verbindung treten. Die Gegend der Nasenschleimhaut, welche vom Olfactorius versorgt wird, die eigentliche Riechschleimhaut der Autoren, weicht in mehrfacher Beziehung von den übrigen nur mit Tastsinn begabten Schleimhautpartien der Nasenhöhle ab, zunächst schon durch ihre selbst mit unbewaffnetem Auge erkennbare gelbliche Färbung, sodann aber auch durch die histologische Beschaffenheit der ihr aufsitzenden epithelialen Elemente. Im allgemeinen

---

[1] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensystems*, übersetzt von HEIN. Leipzig 1849. Bd. II. p. 29.

[2] Vgl. KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre*. 5. Aufl. 1867. p. 747.

[3] SEEBERG, *Disquis. microscop. de text. membr. pituit. nasi.* Diss. inaug. Dorpat 1856. — ERICHSEN, *De textura nerv. olfact. ejusque ramor.* Diss. inaug. Dorpat 1857.

[4] M. SCHULTZE, *Über d. Endigungsweise d. Geruchsnerven u. die Epithelialgebilde d. Nasenschleimhaut*, Mitth. von J. MUELLER, *Monatsber. d. Berl. Akad.* 1856. p. 504, u. *Abhdl. d. naturforsch. Ges. zu Halle*. 1862. Bd. VII.

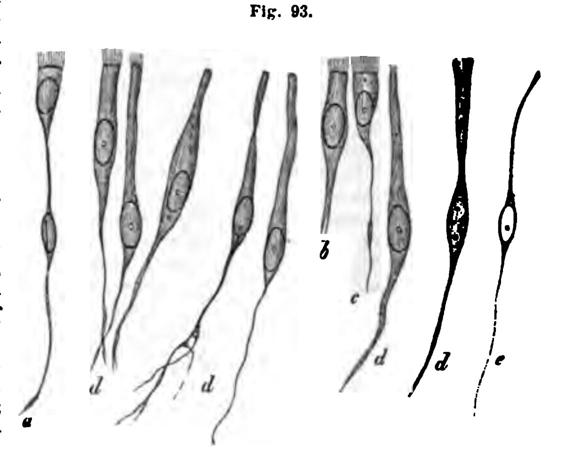
gleichen letztere zwar immer noch bezüglich der äufseren Gestalt dem flimmernden Cylinderepithel ihrer nächsten Umgebungen, zeichnen sich jedoch vor demselben durch ihre auffallende Länge, namentlich aber durch den zuerst von ECKHARD und von ECKER unabhängig voneinander entdeckten Umstand aus, dafs zwischen ihnen eigentümlich gebaute, dem übrigen Epithel der SCHNEIDERschen Haut fehlende Zellformen eingebettet liegen. Ferner zeigt die Epitheldecke der Riechschleimhaut im Gegensatz zu der Schleimhaut der Nachbarregionen bei verschiedenen Tieren ein schwankendes Verhalten bezüglich des Wimperbesatzes ihrer Zellen. Während cilientragendes Epithel sonst in der Nasenhöhle aller Tierklassen vorkommt, ermangelt die *regio olfactoria* bald eines solchen gänzlich, wie bei den Säugetieren und den Menschen, bald sind ihre cellulären Elemente damit sämtlich oder wenigstens teilweise bekleidet, wie bei Vögeln, Amphibien und Fischen (Plagiostomen).[1] Endlich verdient noch erwähnt zu werden, dafs die Becherzellen (vgl. Bd. I. p. 251) der *regio olfactoria* völlig fehlen, zwischen dem übrigen Flimmerepithel dagegen reichlich eingestreut liegen. Der Schlufs, zu welchem die erwähnten histologischen Befunde führen, dafs die abweichende Beschaffenheit des Epithels oberhalb der die Olfactoriusverästelung bergenden Schleimhautpartien auf eine Beziehung desselben zur Geruchsperception hindeute, und dafs diese Beziehung wahrscheinlich durch eine direkte Verbindung der Olfactoriusfasern mit den Epithelzellen vermittelt werde, ist wohl von allen Forschern gezogen worden, welche sich mit der hier berührten Frage beschäftigt haben. Als der erste, welcher die Natur der vermuteten Verbindung genauer festzustellen unternahm, ist jedoch M. SCHULTZE zu nennen, nach dessen Auffassung nicht das gesamte Riechepithel, sondern nur eine der von ECKHARD und ECKER in demselben entdeckten Zellformen als Endapparat des Olfactorius aufzufassen ist, die andre dagegen nur eine mechanische Rolle zu erfüllen hat und lediglich zur Stützung der ersteren, physiologisch wichtigeren Zellart dient. Hieraus ergibt sich ihm dann vollkommen naturgemäfs die Scheidung des Riechepithels in Riech- und Stützzellen. Um die wesentlichen Merkmale dieser zarten, leicht zerstörbaren Gebilde kennen zu lernen, bedient man sich am bequemsten des Frosches als Untersuchungsobjekt, dessen abgeschnittener Kopf nach Eröffnung der äufseren Nasenapertur auf ½ Stunde in ½prozentige Überosmiumsäure gebracht und darauf 24 Stunden und mehr in Wasser maceriert wird. Leicht erhält man dann durch sanftes Abschaben der Nasenhöhlenschleimhaut mittels einer Präpariernadel Epithelfetzen, deren weitere Zerlegung auf dem Objektträger den gewünschten Einblick verschafft. Auf dem gleichen mechanischen Wege kann man sich auch Isolationspräparate von dem frischen Riechepithel ohne vorangegangene Erhärtung verschaffen. Dieselben dürfen indessen nicht etwa in Wasser, welches sowohl Riech- als auch Stützzellen stark aufquellen macht und namentlich die bei vielen Tieren auf beiden Formelementen vorhandenen Wimperhärchen sofort zerstört, auf den Objektträger des Mikroskops gebracht werden, sondern sind in indifferenten Flüssigkeiten (*humor aqueus*) zu untersuchen. Was zunächst die Stützzellen M. SCHULTZES angeht, so erscheinen dieselben zu einem kleinen Teile als Gebilde von im ganzen kegelförmiger Gestalt, deren peripheres der Nasenhöhle zugewandtes Ende von einem deutlich entwickelten Kutikularsaum mit reichlichem Flimmerbesatz überzogen ist, deren kurzer Zellleib (Fig. 93 *a b c*) einen kernkörperhaltigen Kern einschliefst und unterhalb des letzteren in einen bandförmigen, mit unregelmäfsigen Anschwellungen und vielfachen seitlichen Fortsätzen versehenen, den Zellkörper erheblich an Länge übertreffenden Fufs ausläuft. In dem bei weitem gröfsten Teile der Stützzellen (Fig. 93 *ddd*) zeigt jedoch der eigentliche Zellleib eine stärkere Ausbildung auf Kosten des Fufses; der kernkörperhaltige

[1] Vgl. BOWMAN, TODD-BOWMAN, *Cyclop. of anat. and physiol.* New edit. Vol. II. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 1867. 5. Aufl. p. 746. — ECKHARDT, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1855. Bd. I. p. 79. — ECKER, *Ber. üb. d. Verhdl. d. Ges. f. Beförd. d. Naturwiss. zu Freiburg i/Br.* 1855. Bd. I. p. 199; *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1856. Bd. VIII. p. 303. — M. SCHULTZE, a. a. O.

Kern, welcher sich auch hier dicht über der Abgangsstelle des Fufses befindet, liegt demnach weiter von der freien Oberfläche entfernt als bei der vorhin beschriebenen Zellform, der Zellleib erscheint nicht nach allen Richtungen hin gleichmäfsig entwickelt, sondern von den Seiten zusammengedrückt, also bandförmig, und besitzt an seinem vordern Ende unterhalb der langen zarten, von ihm abgehenden Cilien keinen Kutikularsaum. Beide Arten von Wimperzellen können in dem Protoplasma ihres Fufses sowohl als in ihrem eigentlichen Körper gelbliche Pigmentkörnchen enthalten, deren Anwesenheit die vorhin erwähnte gelbliche Färbung der Riechschleimhaut bedingt.

Zwischen diesen Stützzellen liegt die zweite Kategorie von Zellen, trifft man die Riechzellen M. Schultzes (Fig. 93 e), deren spindelförmiger Körper aus einem spärlichen, eben gerade zur Umhüllung des ovalen kernkörperhaltigen Kerns ausreichenden Protoplasma besteht und sich an seinen zwei, diametral gegenüberliegenden Polen in zwei zarte Fortsätze auszieht. Der eine dieser Fortsätze ist von unmefsbarer Feinheit, häufig mit kleinen Anschwellungen (Varikositäten) versehen und läuft, ohne sich jemals zu teilen, nach abwärts zur bindegewebigen Grundlage der Schleimhaut; der andere dickere und glänzendere strebt dagegen aufwärts zur freien Schleimhautoberfläche, wo er auf gleichem Niveau mit den Basen der Stützzellen endigt und auf seinem freien Ende einen Kranz zarter Flimmerhärchen erkennen läfst, welche allerdings feiner, leichter zerstörbar und länger als diejenigen der aufserhalb der Riechschleimhaut befindlichen Flimmerzellen sind, sich aber von denjenigen der Stützzellen durch keine besondern Merkmale unterscheiden. Einen ähnlichen, aus einzelnen oder mehreren Cilien zusammengesetzten Überzug zeigen nach M. Schultze die peripheren Enden der Riechzellen auch bei andern Amphibien und vielen Vögeln, während bei Fischen, Säugetieren und Menschen am gleichen Orte nur sehr kurze stäbchenartige Aufsätze vorkommen, von denen noch zweifelhaft ist, ob sie nicht vielleicht durch die Einwirkung der als Mazerationsmittel benutzten 0,05% Chromsäure künstlich erzeugt worden sind. Garnicht selten trifft man auch isolierte Zellen an, welche neben dem Kerne des Zellkörpers noch einen zweiten, ähnlich gestalteten in ihrem Fufsfortsatze einschliefsen (Fig. 93a).

Fig. 93.



Die eben besprochene, übrigens von allen Beobachtern gesehene Zellform nun ist es, in welcher M. Schultze die Endapparate des Olfactorius erblickt, deren obere der Nasenhöhle zugewandte Fortsätze die durch den Riechstoff angreifbaren Perzeptionsmechanismen vorstellen, deren untere der Schleimhaut aufsitzende als die Endfasern des Olfactorius selbst betrachtet werden sollen, eine Anschauung, welche freilich erst dann den Stempel der Hypothese verlieren wird, wenn es gelungen sein wird, den unmittelbaren Zusammenhang der zentralen Riechzellenenden mit den ihnen äufserlich völlig gleichenden Achsenfibrillen des Olfactorius in unzweideutiger Weise zu demonstrieren. Bisher ist jedoch dieser Aufforderung nicht genügt, sondern einzig und allein aus der Identität des Aussehens beider Fasergattungen ihre innere Beziehung erschlossen

orden, und somit die Möglichkeit von Kontroversen gegeben, deren Tendenz allgemeinen dahin geht, sämtlichen Epithelzellen der Riechschleimhaut die eiche physiologische Bedeutung zu vindizieren und den von M. SCHULTZE atuierten Unterschied zwischen Stütz- und Riechzellen zu verneinen. Bereits ie ersten Untersucher der Riechschleimhaut, ECKHARD und ECKER, hatten einen usammenhang zwischen Olfactoriusfasern und Epithelzellen vermutet. Während CKHARD aber schwankte, welche der beiden auch von ihm wahrgenommenen ellformen des Riechepithels die fragliche Verbindung einginge, glaubte ECKER, afs die Riechnervenfasern an die Füfse der von M. SCHULTZE späterhin als tützzellen bezeichneten Elemente heranträten, während die schmäleren Zellormen, die nachmaligen Riechzellen M. SCHULTZES, die Bedeutung von jungem achwuchs, von Ersatzzellen, hätten. In ganz ähnlicher Weise haben sich uch HOYER und CLARKE[1] geäufsert und die verschiedenen Formen des Riechpithels als Entwickelungsstufen physiologisch und histologisch gleichartiger Elemente darzustellen versucht. Indessen fanden weder ECKHARDS noch ECKERS Mutmafsungen den Deduktionen M. SCHULTZES gegenüber viel Beachtung. Denn einmal erhielt der anatomische Begriff des Sinnesepithels, welchen M. SCHULTZE einführte, auf andern Sinnesgebieten die glänzendste Bestätigung, — wir erinnern hier nur an die uns schon bekannten Geschmacksknospen — anderseits schienen die ungemein verfeinerten Untersuchungsmethoden, deren Ausarbeitung sich zu einem grofsen Teile an seinen Namen knüpfen, und die Eleganz der Präparate, welche mit ihrer Hilfe gewonnen wurden, ein ungemein sicheres Fundament für die von ihm aufgestellten histologischen Prinzipien zu gewähren. Erst nach Ablauf eines ziemlich beträchtlichen Zeitraumes wurde auch an der Hand M. SCHULTZEscher Isolationsmethoden von S. EXNER[2] ein Versuch gemacht, die älteren Anschauungen ECKHARDS und ECKERS zu rehabilitieren, und zwar auf Grund von Beobachtungen, welche ihm darauf hinzudeuten schienen, dafs die beiden von M. SCHULTZE so scharf getrennten Typen des Riechepithels durch zahlreiche Übergangsformen untereinander verbunden wären. Den Zusammenhang des Riechepithels mit den Olfactoriusfasern, welchen ECKER für möglich hielt, glaubt EXNER dagegen wirklich einige Male gesehen zu haben, und zwar sollen nach ihm die oben beschriebenen von den Seiten der Stützzellenfüfse abgehenden Protoplasmafortsätze untereinander zu einem der Schleimhaut aufliegenden, mit rundlichen Kernen und Pigmentkörnchen versehenen Reticulum verschmelzen, auf dessen Balken sich einerseits die Stütz- und Riechzellen, kurz das ganze Riechepithel, erhebt, und in welches sich anderseits die ganze Fasermasse des Olfactorius in kontinuierlichem Zusammenhange einsenkt. Eine Schlichtung dieser Kontroverse ist zur Zeit unmöglich. Das Reticulum EXNERS einfach zu leugnen, wie es v. BRUNN[3] gethan hat, geht nicht an, und ebensowenig ist die Existenz der EXNERschen Übergangsformen zwischen Riech- und Stützzellen (vgl. Fig. 93 *a*—*e*) kurzweg in Abrede zu stellen, oder aber, weil vielleicht nicht an allen Stellen der Riechschleimhaut nachweislich (PASCHUTIN[4]), unbeachtet zu lassen. Die Entscheidung kann erst dann erfolgen, wenn die immer noch zweifelhafte Natur der zwischen Riechepithel und Olfactorius vorausgesetzten Verbindung thatsächlich ermittelt sein wird.

Über die *membrana tectoria* v. BRUNN's, welche das Riechepithel nach der Nasenhöhle zu bedecken und nur freie Öffnungen für die peripheren Ausläufer der Riechzellen besitzen soll, enthalten wir uns jedes Urteils. Nur eines läfst sich mit Bestimmtheit sagen, dafs eine solche Haut auf dem überall

---

[1] HOYER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1860. p. 50. — LOCKHART CLARKE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1862. Bd. XI. p. 31.

[2] S. EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1870. II. Abth. Bd. LXIII. p. 44, u. 1872. III. Abth. Bd. LXV. p. 7. — Vgl. auch W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. 1876. Bd. 1. p. 176.

[3] v. BRUNN, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1875. Bd. XI. p. 468.

[4] PASCHUTIN, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* Jahrg. 1873. p. 41.

Cilien tragenden Riechepithel des Frosches nicht vorhanden ist. Die übrigen Eigentümlichkeiten der Riechschleimhaut, ihr Reichtum an Drüsen, sind vorläufig für die Lehre vom Geruchssinn ohne Interesse

§ 95.

Die Geruchsempfindungen. Wie bei den Geschmacksempfindungen müssen wir uns auch hier darauf beschränken, einige Bedingungen, welche für das Zustandekommen einer Geruchsempfindung notwendig sind, und die Umstände, von welchen die Intensität der Geruchsempfindung abhängig ist, zu erläutern; die Natur des erregenden Reizes, der physische Prozefs seiner Einwirkung und das Wesen des Resultates dieser Einwirkung, des Nervenprozesses vom peripherischen Perceptionsende bis zu dem zentralen Empfindungsapparat der Olfactoriusfasern sind jeder physiologischen Erörterung noch unzugänglich.

Die tägliche Erfahrung lehrt, dafs Gerüche dann wahrgenommen werden, wenn die betreffenden Riechstoffe mit der atmosphärischen Luft durch die Nasenhöhle bewegt werden, um so intensiver, mit je gröfserer Kraft der Luftstrom in die Nase eingezogen wird, wie dies daher bei dem intendierten Riechen, dem Schnopern, Spüren, geschieht. Wollen wir in einer mit Riechstoffen imprägnierten Atmosphäre keine Geruchsempfindung erhalten, so genügt es bekanntlich, dafs wir, ohne den Zugang der Nasenhöhle zu schliefsen, blofs durch die Mundhöhle inspirieren. Diese Thatsachen führen uns auf zwei wesentliche Bedingungen der Geruchsempfindung. Unter gewöhnlichen Verhältnissen können mit dem inspirierten Luftstrom nur solche Stoffe zur Nasenschleimhaut gelangen, welche entweder ursprünglich gasförmig sind oder sich verflüchtigen. Hieraus allein läfst sich aber noch nicht schliefsen, dafs die Qualität des Riechbaren überhaupt nur gasförmigen und flüchtigen Substanzen zukomme, da möglicherweise feste oder tropfbarflüssige nichtflüchtige Stoffe nur darum nicht gerochen werden, weil sie nicht mit der Riechschleimhaut in Berührung kommen. Das Experiment löst diesen Zweifel: kein einziger nichtflüchtiger Körper ist unter irgend einer Bedingung imstande die Geruchsnerven zu erregen; anderseits sind aber nicht alle flüchtigen Körper riechbar. Die fernere Frage, ob flüchtige riechbare Körper nur dann Geruchsempfindungen auslösen, wenn sie in Gasform, oder auch dann, wenn sie in gelöstem Zustande in die Nasenhöhle gelangen, ist früher sehr allgemein dahin beantwortet worden, dafs der gasförmige Aggregatzustand ein notwendiges Erfordernis für die Riechbarkeit einer Substanz bilde. Jetzt scheint im Gegenteil auf Grund von Versuchen, auf deren Unerläfslichkeit wir bereits früher[1] hingewiesen und von deren Ausführung wir die

[1] Dieses Lehrbuch. 6. Aufl. 1879. Bd. II. p. 89.

endliche Entscheidung abhängig gemacht hatten, angenommen werden zu dürfen, daſs riechbare Substanzen auch in gelöstem Zustande die Endigungen der Riechnerven zu erregen imstande sind.[1]

Was die Anstellung der Riechversuche mit Lösungen anbetrifft, so ist natürlich nicht daran zu denken, die Riechschleimhaut etwa nur mit der Lösung eines Riechstoffs anfeuchten zu wollen, weil in diesem Falle der letztere zugleich in die daneben befindliche Luft übergehen, mithin die Schleimhaut noch in Gasform berühren könnte. Es muſs vielmehr die Nasenhöhle oder wenigstens der mit Geruchssinn begabte obere Teil derselben von der Riechstofflösung gänzlich ausgefüllt werden, mit Ausschluſs aller Luft. Dies geschieht auf eine von E. H. Weber[2] angegebene Weise sehr leicht: legt man sich horizontal auf den Rücken und beugt den Kopf so nach hinten, daſs die Nasenlöcher nach aufwärts gerichtet sind, so kann man die Nasenhöhle vollständig mit Flüssigkeit anfüllen, indem der Abfluſs der letzteren in den Rachen durch dieselbe Bewegung und Einstellung des weichen Gaumens, welche beim Schlucken das Aufsteigen von Speisen und Getränken in die Nasenhöhle verhütet (Bd. I. pag. 204), verhindert wird. In den von Weber selbst ausgeführten Versuchen diente als Füllflüssigkeit Eau de Cologne haltiges ($^1/_{11}$ Vol.-Proz.) Wasser. Während diese Lösung vor die Nase gehalten intensiv roch, erweckte dieselbe beim allmählichen Eingieſsen in die Nasenhöhle nur in den ersten Momenten eine Geruchsempfindung, dagegen nicht die geringste Spur davon, sobald eine vollständige Füllung der Nasenhöhle erreicht war. In der beschriebenen Form ist der Versuch jedoch nicht fehlerfrei und daher auch nicht geeignet, die Möglichkeit einer Erregung der Olfactoriusenden durch gelöste Riechstoffe auszuschlieſsen. Denn es ist dabei die schädliche Wirkung, welche das Wasser auf das Epithel der Riechschleimhaut (s. o. p. 215) ausübt, unberücksichtigt geblieben. Und wenn wir auch keineswegs wissen, welche physiologische Rolle den Elementen des Riechepithels zuerteilt worden ist, so haben wir doch volles Recht in ihnen diejenigen Apparate zu vermuten, welche irgendwie durch den äuſseren Sinnesreiz zunächst affiziert werden und diese Affektion in irgend welcher Weise zu einem Nervenreiz verarbeitet den entweder mit ihnen allen oder doch mit einem Teil von ihnen in Beziehung stehenden Olfactoriusfasern übertragen, und müssen ferner jenem die Beschaffenheit des Lösungsmittels treffenden Einwurfe um so mehr Beachtung schenken, als Webers eigne Erfahrungen uns darüber belehrt haben, daſs reines Wasser, auf die vorhin beschriebene Weise mit der Riechschleimhaut in Berührung gebracht, das Riechvermögen für mehrere Minuten gänzlich aufhebt. Einwandfreie Versuche lassen sich also nur anstellen, wenn man anstatt des Wassers indifferente, die Nervenendapparate voraussichtlich nicht schädigende Flüssigkeiten, z. B. Blutserum oder 0,6—0,7prozentige Kochsalzlösung, wählt, und Versuche der Art haben denn auch zu dem mit der Weberschen Schluſsfolgerung in Widerspruch stehenden Resultat geführt[3], daſs Eau de Cologne auch in gelöstem Zustande riechbar bleibt.

Eine neue für das Zustandekommen einer Riechempfindung wichtige Bedingung, welche hier näher geprüft werden muſs, findet sich in der Bewegung des mit Riechstoffen erfüllten Mediums gegeben. Es ist Thatsache, daſs eine völlig ruhende Luftschicht, selbst wenn sie mit intensiv wirkenden Geruchserregern imprägniert ist, in der Nasenhöhle nur eine äuſserst schwache oder selbst gar keine Empfindung erzeugt, augenblicklich aber, wenn wir einen Strom derselben mittels der Inspirationsbewegungen durch die Nase treiben.

[1] Aronsohn, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 163.
[2] E. H. Weber, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1847. p. 342.
[3] Aronsohn, a. a. O.

Je schneller die Bewegung dieses Stromes, desto intensiver wird die Geruchsempfindung; es hängt die Intensität der Empfindung aber auch wesentlich von der Richtung, welche dem Luftstrome gegeben wird, ab. Für die Unwirksamkeit ruhender Riechluft haben wir schon die tägliche Erfahrung angeführt. Bringt man eine stark riechende Substanz, z. B. Kampfer, bei angehaltenem Atem in die Nasenhöhle selbst, so entsteht allerdings eine schwache Geruchsempfindung, wahrscheinlich aber nur deshalb, weil durch die starke Verdunstung dieses Stoffes selbst eine schwache Luftströmung hervorgebracht wird. Lassen wir, ohne durch die Nase zu inspirieren, Ammoniakdämpfe in die Nasenhöhle aufsteigen, so entstehen zwar durch Erregung der Trigeminusenden Gemeingefühlsempfindungen und die damit verbundenen Reflexerscheinungen der Thränensekretion, allein keine Geruchsempfindung, welche indessen augenblicklich beim Einziehen der Dämpfe eintritt. Auf welche Weise die Bewegung des bei der Inspiration eingezogenen, mit Riechstoffen beladenen Luftstromes zur Entwickelung der Geruchsempfindung beiträgt, ist noch keineswegs so vollständig klar, als auf den ersten Blick scheinen möchte. Erstes Erfordernis ist natürlich, dafs sie den Luftstrom wirklich zur *regio olfactoria* emportreibt, und diese Bedingung ist, wie direkte Versuche an Leichenköpfen gelehrt haben [1], wirklich erfüllt. Dafs hiermit aber noch nicht jeglichem Bedürfnis Genüge geschehen ist, zeigt die interessante Beobachtung BIDDERS [2], nach dessen Angabe keine oder nur sehr schwache Geruchsempfindungen entstehen, wenn man mittels eines in die Nase eingeführten Röhrchens die riechbare Luft direkt gegen die Riechschleimhaut bläfst. Es mufs demnach die natürliche, durch verstärkte Inspiration eingeleitete Bewegung des Stromes noch eine andre Eigentümlichkeit haben, welche bedingend für die Geruchsempfindung ist, und zwar weisen einige Thatsachen darauf hin, dafs die untere Nasenmuschel hierbei eine wichtige Rolle spielt. Fehlt die untere Nasenmuschel, so ist auch das Riechvermögen beträchtlich abgestumpft oder fehlt gänzlich.

Freilich ist mit der Aufdeckung dieser auffälligen Umstände wenig gewonnen und nur ein neues Rätsel geschaffen. Denn die Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt und die Konkurrenz andrer Defekte als ausgeschlossen angenommen, kennen wir die Gründe nicht, woher die untere Nasenmuschel, sei es den Zutritt der Riechstoffe zu der eigentlichen Riechschleimhaut zu fördern, sei es die Reizbarkeit der aufserhalb ihrer Bereiche gelegenen Olfactoriusenden zu steigern vermöchte. Zwar haben einige gemeint, dafs sie ihrer örtlichen Lage wegen nach Art eines Wehres den Strom der Inspirationsluft ab- und der oberen Muschel zulenken

[1] PAULSEN, *Wiener Stzber.* 1882. III. Abth. Bd. LXXXV. p. 348.
[2] BIDDER, a. a. O.

müsse. Thatsächlich hat sich aber herausgestellt, daſs der Hauptstrom der durch die Inspiration eingezogenen Luft längs der Nasenscheidewand aufwärts steigt und von hier in abwärts gekrümmtem Bogen bei fast völliger Vermeidung der eigentlichen Nasengänge und also auch der Muscheln nach den Choanen zieht.[1] Wenn ferner von andrer Seite [2] vermutet worden ist, daſs die feine Verteilung der riechbaren Luft in kleine Einzelströmchen, wie sie vielleicht durch die zahlreichen Schleimhautfältchen der unteren Muschel bedingt sein könnte, eine vielseitigere Überflutung der oberen Muschel zur Folge haben möchte, so leuchtet hieraus weder ein bestimmter Vorteil für den Geruchssinn hervor, noch ist wahrscheinlich, daſs die mannigfache Faltenbildung der Schleimhaut der unteren Muschel einen andren Zweck habe, als die mit Tastsinn begabte Oberfläche zu vergröſsern. Eine dritte Ansicht [3] endlich geht dahin, daſs die untere Muschel hauptsächlich durch Einengung des Nasengangs wirke, wodurch die eingezogene Luft unter einen gewissen die Absorption der Riechstoffe befördernden Druck gesetzt würde. Auch dies ist natürlich nur eine Hypothese, der Einfluſs des Druckes auf die Intensität der Geruchsempfindung noch nicht direkt erwiesen.

Schlagen die Riechstoffe den umgekehrten Weg durch die Nasenhöhle ein, werden sie mit der Luft exspiriert, so erregen sie weit weniger intensive Empfindungen als auf dem normalen Inspirationswege. Die Thatsache ist leicht zu bestätigen. Personen mit übelriechendem Atem empfinden den Geruch desselben meist gar nicht. Tabaksrauch durch die Nase herausgeblasen erregt zwar heftige Tastempfindungen, Stechen und Kitzel, aber weit schwächere Geruchsempfindung als beim Einziehen in die Nase. Bidder fand, daſs Kampfer, in die Mundhöhle gebracht, nur sehr schwachen Geruch beim Ausstoſsen der Luft durch die Nase erregt. Die Ursache hiervon ist schwierig zu bezeichnen, da der Exspirationstrom keinen andren Weg nach Paulsens Beobachtungen einschlägt als der Inspirationstrom, und Hypothesen darüber aufzustellen nicht ratsam. Um so gröſseres Gewicht glauben wir dagegen auf das von Paulsen eingeführte Versuchsverfahren zu legen, von dessen Anwendung jedenfalls bündigere Aufschlüsse zu erwarten sind als von der bloſsen Betrachtung der topographisch-anatomischen Verhältnisse. Paulsen stellte seine Versuche an abgeschnittenen in Alkohol aufbewahrt gewesenen Menschenköpfen an, nachdem die Nasenhöhlen derselben zuvor durch Ausspülen mit Wasser sorgfältig gereinigt worden waren. Die Schädel wurden in der Sagittalebene mit Schonung der Nasenscheidewand, des Pharynxansatzes und der ganzen Mundschleimhaut bis zum harten Gaumen durchgesägt, die beiden Kopfhälften sodann auseinander gebogen und die nunmehr frei zu übersehende eine Nasenhöhle mit kleinen Schnitzeln roten Lackmuspapiers austapeziert. Hierauf wurden die Schnittflächen wieder gegeneinander gepreſst, alle äuſseren Verletzungen sorgfältig vernäht oder verklebt und nach Erledigung dieser umständlichen Präparationen von der Trachea aus durch eine einmalige Blasebalgbewegung ein mit Ammoniakdämpfen beladener Luftstrom durch die Nasenhöhle hindurchgezogen. Das Ende jedes Versuches bildete eine kräftige Ventilation mittels reiner Luft, ein Kunstgriff, durch welchen man hoffen durfte, jede Spur rückständigen Ammoniaks aus dem Nasenraume zu entfernen. Bog man die beiden Schädelhälften jetzt

[1] Paulsen, a. a. O.
[2] Bidder, a. a. O.
[3] Ludwig, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. Bd. I. p. 386.

von neuem auseinander, so gestattete die vorhandene oder fehlende Bläuung des Reagenspapiers den von der ammoniakhaltigen Luft eingeschlagenen beziehungsweise gemiedenen Weg abzulesen. Eine Kritik dieses experimentellen Verfahrens wäre zur Zeit verfrüht. Man wird indessen nicht umhin können zu prüfen, ob und inwieweit die veränderten Schwellungszustände der in Alkohol erhärteten Schleimhäute geeignet sind von der Norm abweichende Luftbewegungen zu vermitteln.

Einen letzten Grund, weswegen Bewegung der Riechluft für das Zustandekommen von Geruchsempfindungen überhaupt unerläfslich ist, könnte man endlich in der histologischen Wahrnehmung suchen wollen, dafs an der freien Oberfläche des Riechepithels häufig Gebilde angebracht sind, deren Bestimmung, durch Luftströmungen in Bewegung versetzt zu werden, auf der Hand zu liegen scheint. Die langen zarten Wimpern von den Riech- und Stützzellen des Frosches, die langen Einzelborsten, welche nach M. Schultze auf den Riechzellen der Vögel vorkommen, machen ganz den Eindruck, als ob sie dazu da wären, durch die eingeatmete Luft in Schwingung versetzt zu werden. Indessen erkennt man bei genauerer Erwägung bald, dafs auf diesem Wege eine Klärung unsrer Anschauungen kaum erfolgen kann. Denn abgesehen davon, dafs bei einer grofsen Anzahl von Tiergattungen die Wimpern auf sämtlichen Elementen des Riechepithels fehlen, würde aufserdem völlig unbegreiflich sein, wie eine mechanische Bewegung dieser Gebilde, welche noch dazu auch durch einen riechstofffreien Luftstrom bewirkt werden würde, die Erregung der Geruchsnerven in ihren verschiedenen Qualitäten hervorbringen sollte.

Die Intensität der Geruchsempfindung ist bei verschiedenen riechbaren Stoffen aufserordentlich verschieden, variiert aber auch bei demselben Stoff sehr beträchtlich unter verschiedenen Verhältnissen. In ersterer Beziehung können wir nur in beschränkter Weise Vergleiche anstellen; es ist oft unmöglich zu entscheiden, welcher von zwei qualitativ verschiedenen, nacheinander das Geruchsorgan affizierenden Gerüchen intensiver ist. Ein ungefähres Mafs der Wirkungsintensität verschiedener Geruchserreger erhalten wir, wenn wir bestimmen, wie klein die Menge der in der Nasenluft verteilten Riechsubstanz gemacht werden kann, ohne dafs sie aufhört Geruchsempfindungen zu erregen. Doch können auch diese Bestimmungen begreiflicherweise nur ungefähre sein.

Valentin[1] hat ausführliche Versuchsreihen in diesem Sinne mit verschiedenen Substanzen angestellt. Er fand z. B., dafs Luft, welche in 1 ccm $^1/_{30000}$ mg Brom enthielt, doch noch deutlich beim Einatmen danach roch; nimmt man an, dafs bis zur Entstehung des Geruchs 50 ccm durch die Nase inspiriert waren, so hatte also etwa $^1/_{600}$ mg Brom auf die Riechschleimhaut eingewirkt; wahrscheinlich sind indessen noch geringere Mengen hinreichend, die Geruchsnerven zu erregen. Versuche mit Phosphorwasserstoff ergaben, dafs unter den gleichen Voraussetzungen wie vorher noch nicht voll $^1/_{50}$ mg dieses Stoffes ausreicht, deutlichen Knoblauchgeruch zu erzeugen, und von Schwefelwasserstoff, namentlich aber von ätherischen Ölen, Rosenöl, Pfefferminzöl, Nelkenöl genügten schon weit geringere Mengen. Unendlich klein ist das zur Geruchserregung erforderliche Minimum von Moschus; Valentin fand, dafs 45 mg einer Flüssigkeit, welche nur $^1/_{43500}$ mg eines Weingeistextraktes von Moschus enthielten, noch einen deutlichen Geruch erweckten; er nimmt die Grenze der Wahrnehmung an, wenn dem Geruchsorgan weniger als $^1/_{2000000}$ mg jenes Moschusextraktes

[1] Valentin, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. Bd. II. p. 279.

wird. Diese Zahlen dienen wenigstens dazu, die grofse Empfind- in Rede stehenden Sinnesorgane für gewisse Erreger zu beweisen. se Verschiedenheiten beruhen mögen, liegt ganz aufserhalb des Be- Vermutung.

Geruchsintensität einer und derselben Riechsubstanz kann r verschiedene Momente verstärkt und geschwächt werden. ner gewissen Grenze wächst die Intensität der Empfindung, ägliche Erfahrung lehrt, mit der Menge des der Nase zu- Stoffes; es ist daher von selbst verständlich, dafs alle Ur- elche diese Zufuhr vermehren, *ceteris paribus* den Geruch , und umgekehrt. Erwärmen der Riechstoffe, welches die gung befördert, wirkt daher in demselben Sinne, wie ver- spiration, Kälte beschränkt die Geruchsintensität, innige der Riechstoffe mit porösen Körpern, Tierkohle z. B., kanntlich grofses Absorptionsvermögen für dieselben be- bt oft die Riechbarkeit einer Substanz gänzlich auf. Die er Einwirkung eines Riechstoffes auf die Schleimhaut lls von Einflufs auf die Empfindungsintensität, und zwar eise, dafs letztere anfangs mit der Einwirkungsdauer wächst, r abnimmt; es ist bekannt, dafs die Geruchsempfindung, Eintritt in einen mit Riechstoff geschwängerten Raum siv sich entwickelt, bald gänzlich vergeht. Die Schnellig- welcher diese Ermüdungsabstufung eintritt, ist für ver- Riechstoffe verschieden. Dafs die Intensität der Em- auch von dem Zustande der Geruchsorgane selbst leuchtet von selbst ein. Verschiedene Erregbarkeitsgrade chsnerven müssen wir schon der Analogie wegen voraus- sprechen aber auch Beobachtungen dafür; von genauen ngen des Erregbarkeitsgrades kann begreiflicherweise keine 1. Krankhafte Zustände der Schleimhaut beeinträchtigen chssinn, indem sie die Einwirkung der Riechstoffe auf die den hemmen; es wirkt in diesem Sinne ebensowohl krank- eigerte Sekretion (Exsudation) der Nasenschleimhaut, als verminderte Sekretion, Trockenheit der Nase. Bei ver- n Personen ist bekanntlich die Empfindlichkeit des Geruchs- die Feinheit des Geruchssinnes aufserordentlich verschieden, sich nachweisen läfst, in welchen Umständen die Differenzen sind.

r die Dauer der Geruchsempfindungen im Verhältnis r des Reizes läfst sich bei unsrer völligen Unkenntnis sen des letzteren noch weit weniger etwas Genaues sagen, die Dauer der Geschmacksempfindungen. Ebenso fehlen chlüsse über das Wesen und die Ursachen der sogenannten iven, d. h. ohne nachweisbar auf die Nasenschleimhaut Riechstoffe entstehenden Geruchsempfindungen. Sicher sind e in der Mehrzahl der Fälle objektiv in demselben Sinne,

als wir dies für die subjektiven Geschmacksempfindungen erörtert haben. Es läfst sich aber auch die Möglichkeit nicht leugnen, dafs gewisse Zustände in dem zentralen Endapparat des Olfactorius denselben physischen Vorgang erzeugen, welcher sonst durch den von der Peripherie her fortgepflanzten, durch äufsere Reize erweckten Thätigkeitszustand der leitenden Olfactoriusfasern hervorgerufen wird. Nur so entstandene Geruchsempfindungen können als subjektive bezeichnet werden, obwohl auch hierbei ein zu den Empfindungsorganen äufseres Objekt die Veranlassung der Empfindung ist.

Wie alle Sinnesempfindungen, so verknüpfen sich auch die Geruchsempfindungen mit Vorstellungen verschiedener Art. Wir übertragen dieselben auf die erregenden äufseren Objekte, sprechen von riechenden Objekten, wie von tönenden Körpern; es verbinden sich ferner die Vorstellungen des Angenehmen und Unangenehmen mit verschiedenen Geruchseindrücken, bekanntlich nicht in gleicher Weise bei allen Personen, nicht in gleicher Weise zu allen Zeiten. Der Geruch einer Speise dünkt uns angenehm, wenn wir Hunger haben, und erweckt den Begehrungstrieb, unangenehm wenn wir gesättigt sind, wo er oft Abneigung erzeugt. Dafs Geruchsempfindungen, bei Tieren insbesondere, die kräftigsten und oft die alleinigen Erreger des Geschlechtstriebes sind, dafs die Tiere ihre Nahrung zum Teil, ihre blindgeborenen Jungen die mütterlichen Zitzen ausschliefslich mittels des Geruchssinnes erkennen und aufsuchen, ist eine bekannte Thatsache. Viele Vorstellungen, die wir auf Geruchseindrücke beziehen, sind in Wirklichkeit nicht aus diesen allein, sondern aus den mit ihnen kombinierten Gefühlseindrücken abgeleitet.

Über den Nutzen des Geruchssinnes läfst sich dasselbe sagen was wir oben über den Nutzen des Geschmackssinnes gesagt haben; er ist in demselben beschränkten und mittelbaren Sinne ein „Wächter der Respiration“, als der Geschmackssinn ein Wächter der Verdauung, und wird in dieser Funktion wesentlich durch den Tastsinn der Nase unterstützt.

GEHÖRSSINN.[1]

ALLGEMEINES.

§ 96.

Gehörsempfindungen, Schallempfindungen nennt man eine spezifische, wiederum ihrem Wesen nach nicht näher definier-

[1] E. HARLESS, Art. *Hören* in R. WAGNERS *Handwrtbch.* Bd. IV. p. 311. — J. MUELLER *Handb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1841—44. Bd. II. p. 393. — A. RINNE, *Prager Vierteljhrschr. f. d. prakt. Heilk.* XII. Jahrg. 1855. Bd. I. p. 71; Bd. II. p. 45 u. 155. — HELMHOLTZ, *d. Lehre von d. Tonempfindungen etc.* 4. Aufl. Braunschweig 1877.

ure Art von Empfindungen, welche bei Erregung des *nervus acus-cus* eintreten, sobald die eigentümlichen Bewegungen der ponde-iblen Materie, welche die Physik als Schallbewegungen kennen ihrt, durch die Vorbaue des Nerven fortgepflanzt zu dessen Enden elangen. Die Schallwellen bilden den adäquaten Reiz für den Ge-örnerven; sie gehören zu jener Klasse von Reizen, welche nur urch Vermittelung besonderer Hilfsapparate an den Nervenenden u Erregern werden. Sie erzeugen daher keinen Erregungszustand, enn sie unmittelbar die Fasern des Acusticus in ihrem Verlaufe effen, ebensowenig, wenn sie, und dies ist in Wirklichkeit fort-ährend der Fall, auf die Enden oder den Stamm irgend eines ndren Nerven übertragen werden. Daſs der Acusticus mit allen erven, welches auch ihre Funktion sei, die Fähigkeit, durch ie früher erörterten allgemeinen Nervenreize erregt zu werden, ilt, ist von vornherein mit Bestimmtheit vorauszusetzen; allein uf direktem Wege haben wir noch keine entscheidenden Beweise ierfür. Begreiflicherweise hat nur die Elektrizität auf ihre Fähig-eit, den Gehörnerven zu erregen, geprüft werden können, und irklich hat man auch gefunden[1], daſs Schlieſsung und Öffnung ines dem inneren Ohre zugeleiteten konstanten Stromes von hin-eichender Stärke eine Tonempfindung auslöst. Leider ist jedoch amit immer noch nicht festgestellt, daſs dieselbe einer unmittelbaren eizung von Acusticusfasern ihre Entstehung verdankt und nicht ielleicht mittelbar durch eine Stromwirkung auf gewisse kontraktile ndapparate (Cortische Bögen s. u.) oder gar auf die Binnenmuskeln es Ohres verursacht worden ist[2], in jedem Falle nicht ohne weiteres erständlich, warum bei elektrischer Reizung des gesamten inneren Ohres sehr häufig nur ein einziger Ton von ziemlich konstanter Höhe und nicht vielmehr stets ein Gemisch aller möglichen Töne, also vielleicht ein brausendes Geräusch, wahrgenommen wird. Einige ältere Beobachter, insbesondere Volta, haben allerdings auch nur die regelmäſsige Entstehung eines solchen unter diesen Umständen behauptet, indessen ist die Richtigkeit ihrer Angaben durch Versuche von E. H. und Ed. Weber, ferner durch Sycyanko[3] zweifelhaft ge-macht. Ob chemische, mechanische (auſser den mechanischen Er-schütterungen der Schallwellen), thermische Reize den Gehörnerven erregen, ob dieser Erregungszustand die spezifische Schallempfindung erzeugt, ob diese Empfindung eine qualitativ andre ist, wenn der betreffende Reiz die Endorgane des Nerven, eine andre, wenn er ihn im Verlauf trifft, alles dies sind für jetzt unbeantwortbare Fragen.

---

[1] Brenner, *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* 1868. Bd. IV. p. 436, u. *Unters. u. Beobacht. auf d. Gebiete d. Elektrotherapie.* Bd. I. Leipzig 1868.

[2] Anderweitige Vermutungen über die Entstehungsursache des Brennerschen Phänomens s. bei Hensen, Hermanns *Handb. d. Physiol.* 1880. Bd. III. 2. p. 126. — Kiesselbach, Pfluegers Arch. 1883. Bd. XXXI. p. 95.

[3] Sycyanko, *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* 1867. Bd. III. p. 601.

Die Physiologie des Gehörssinnes ist in mannigfachen Beziehungen vor derjenigen der zuletzt erörterten Sinne, des Geruchs- und Geschmackssinnes, im Vorteil. Denn einmal sind wir von seiten der Anatomie und Histologie viel genauer über den Bau der zahlreichen Leitapparate der Schallwellen sowohl als auch der eigentlichen Nervenenden unterrichtet, anderseits ist die Natur der äufseren Reizursache, mit welcher wir es hier zu thun haben, physikalisch auf das gründlichste zergliedert und klar gelegt worden. Kein Wunder daher die immer noch wachsende Sicherheit, mit welcher wir die Ergebnisse der histologischen Forschung in Einklang zu bringen imstande sind mit den durch die Physik entdeckten Eigenheiten des Schallreizes, mit welcher wir den Modus und die Gesetze seiner Fortpflanzung, zunächst also der Schallbewegungen der uns umgebenden Luft, durch die schallleitenden Vorbaue des Hörorganes bis zu den percipierenden Nervenenden festzustellen und die Thätigkeit der unmittelbar an die peripheren Acusticusenden grenzenden Hilfsapparate bei Umsetzung der Schallbewegung in Nervenbewegung ihrem Wesen nach zu bezeichnen vermögen. Jenseits dieser Grenze stofsen wir freilich noch auf dieselben Rätsel wie bei allen Sinnen. Denn hier wie dort ist die Natur des zum Gehirn geleiteten Thätigkeitszustandes der Acusticusfaser, die Natur und Entstehungsweise des von demselben in den zentralen Endapparaten ausgelösten Prozesses, die Verarbeitung dieses letzteren zu dem psychischen Vorgange der Schallempfindung dunkel, und vorläufig auch nur auf die Lösung des ersten dieser drei Probleme einige Aussicht vorhanden. Dafs die physische Bewegung, welche der Nerv dem Empfindungsorgane zuträgt, nicht die Schallwelle selbst ist, dafs die Nervenfasern nicht selbst in tönende Schwingungen geraten, wie man in älterer Zeit annahm, sondern dafs diese Bewegung eine spezifische, lediglich von der Konstitution und den eignen Kräften der Nervenmaterie abhängige ist, welche zu der erregenden Ursache durchaus nicht in notwendigem Affinitätsverhältnis steht, ist längst über allen Zweifel festgestellt. Allein mit diesem Fortschritt ist im Grunde doch nur ein irriges Vorurteil, eine rohe Anschauung beseitigt, ohne dafs er uns dem Ziele der Erkenntnis wirklich näher gebracht hätte.

Die Gehörsempfindungen zerfallen in zwei Hauptkategorien: in *Geräusche* und *musikalische Klänge*, welche sowohl ihrer eignen Natur nach, als auch durch die Art der sie veranlassenden physischen Bewegungen streng voneinander geschieden sind. Jede dieser beiden Empfindungsklassen umfafst wiederum eine grofse Anzahl verschiedener Empfindungsqualitäten. Die elementaren Empfindungsqualitäten, welche die zweite Klasse bilden, sind die einfachen Töne verschiedener Höhe. Wie bei den übrigen Sinnen unterscheiden wir beim Gehörssinn verschiedene *Qualitäten* der Empfindung. Es fragt sich, ob jeder von allen möglichen, wahrnehmbaren Tönen verschiedener *Höhe* eine besondere Qualität der Schallempfindung dar-

Strenggenommen müssen wir dies mit demselben Rechte an-
en, mit welchem wir die Empfindung des blauen und roten Lichtes
vei differente Empfindungsqualitäten ansprechen. Hier wie dort
ı sich die reinen Empfindungen an sich nicht vergleichend
kterisieren, zwei Tonempfindungen, die wir als verschieden hoch
:hnen, ebensowenig als zwei Farben, die wir rot oder grün
n. Die Bezeichnung der Differenz zweier Töne als Höhen-
hiedenheit ist keineswegs der Empfindung an sich entlehnt, denn
Empfindung ist an sich räumlich, so daſs wir von einer Dimen-
ler Höhe oder Breite derselben sprechen oder solche Dimensionen
eichend messen könnten. Es ist hier nicht der Ort zu unter-
n, welchen äuſseren Umständen die Qualitätsbezeichnung hoch
tief für die Tonempfindungen entlehnt sein möge. Daſs aber
Tonempfindungen mit den ihnen zu Grunde liegenden äuſseren
n, d. h. mit den durch räumliche Länge und Zeitdauer be-
nten Luftschwingungen der Schallwellen ebenso wenig etwas
in haben, wie die Farbenempfindungen mit den erregend wirkenden
en des Lichtäthers, daſs überhaupt keine Empfindung, sie sei welcher
sie wolle, durch Merkmale des äuſseren Empfindungsreizes de-
t werden kann, haben wir in der Einleitung dieses Kapitels
gend urgiert. Es ist im Grunde ebenso falsch, die Empfindungs-
tät dem Reize als Eigenschaft zu vindizieren, und z. B. von
n Lichtstrahlen oder tönenden Saiten zu sprechen, als umgekehrt
nschaften des Reizes für Eigenschaften der subjektiven Empfindung
geben. Strenggenommen müssen wir also die Tonempfindung,
e durch die Schwingungszahl 440 erzeugt und in der Musik
bezeichnet wird, eine andre Qualität der Gehörsempfindung
en, als die der Schwingungszahl 55, dem musikalischen Zeichen
tsprechende. Aus der Physik ist bekannt, von welchen äuſseren
ngungen diejenige Gehörsempfindung abhängt, welche man als
dem Geräusch gegenüberstellt; wir werden aber nicht imstande
nachzuweisen, was sich im Erregungszustande unsers Bewuſst-
ändert, wenn sich die Schwingungszahl einer Saite ändert. Daſs
Empfindung allmählich ohne merkliche Grenzen alle Qualitäten
Tonhöhe durchlaufen kann, können wir in jedem Augenblicke
n, wenn wir eine schwingende Violinsaite z. B. allmählich mehr
mehr spannen, oder wenn wir durch Muskelkraft die Spannung
r eignen, in tonerzeugende Schwingungen versetzten Stimm-
er stetig wachsen lassen. Man könnte daraus schlieſsen wollen,
auch in der erregten Acusticusfaser eine entsprechende succes-
geringe Modifikation des Erregungsprozesses vor sich geht. Es
ber auch noch eine zweite Möglichkeit vorhanden und diese
ı sehr gewichtige Gründe zur gröſsten Wahrscheinlichkeit er-
n worden, daſs nämlich, wie am Klavier für die Erzeugung
Tones verschiedener Höhe besondere Saiten gegeben sind, so
Gehörorgane für die Wahrnehmung jedes Tones verschiedener

Höhe besondere Nervenfasern vorhanden sind, von denen jede gewissermaſsen nur für einen Ton bestimmter Höhe gestimmt, auch nur von der entsprechenden Schallbewegung angesprochen wird und ausschlieſslich die eine Empfindungsqualität erzeugt.

Im gewöhnlichen Leben bezeichnet man als verschiedene Qualitäten der Gehörsempfindung eine sehr groſse Anzahl verschieden benannter Geräusche, es ist aber sehr fraglich, ob wir im physiologischen Sinne z. B. das klappernde, zischende, klirrende Geräusch als verschiedene Empfindungsqualitäten betrachten dürfen. Die meisten Geräusche sind mehr weniger zusammengesetzte Empfindungen und erhalten ihren Charakter durch die Art und Intensität der verschiedenen gleichzeitigen oder nacheinander folgenden Komponenten, unter welchen sich meistens auch Tonempfindungen befinden.

Eine andre Art von Differenzen der Gehörsempfindungen begreift man unter dem Namen der Klangdifferenzen. Bisher galt allgemein die Annahme, daſs jede elementare Tonempfindung von gegebener Höhe eine verschiedene Klangqualität erhalten könne. Es ist indessen mit Bestimmtheit nachgewiesen worden, daſs die Klangfarbe durch eine Verbindung des Grundtones mit verschiedenen, verschieden starken Nebentönen (Obertönen) bedingt wird, wir daher den einfachen Tonempfindungen kombinierte Tonempfindungen unter dem Namen Klänge im engeren Sinne gegenübersetzen müssen.

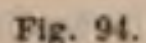
Die Intensität der Gehörsempfindungen schwankt in ebenso weiten Grenzen, als z. B. die der Druckempfindungen; das geübte musikalische Ohr unterscheidet ebenso fein die verschiedenen Grade der Stärke eines Tones von bestimmter Qualität, als ein geübtes Tastorgan die verschiedenen Druckgrade. Über die Maſse der Schallempfindungsintensität und ihr Verhältnis zur Intensität des äuſseren Reizes, d. h. der Exkursionsweite der schwingenden Teilchen, deren Bewegung die Gehörsempfindung veranlaſst, gilt im allgemeinen dasselbe, was wir oben über die Messung der Empfindungsgröſsen überhaupt gesagt haben.

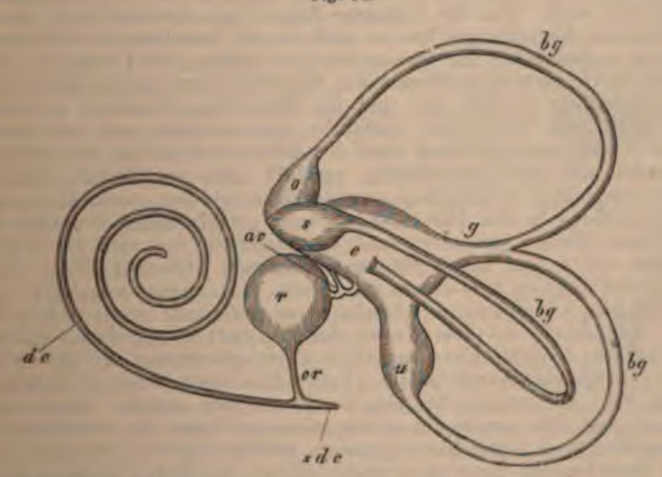
So viel im allgemeinen zur Begriffsbestimmung der Leistungen des Hörnerven; die meisten dieser aphoristischen Vorbemerkungen werden bei der speziellen Betrachtung die notwendige genauere Berücksichtigung finden, natürlich jedoch mit Ausschluſs der physikalischen Akustik, deren Kenntnis wir voraussetzen, und auf deren Ermittelungen wir nur hindeuten können, wo es sich um ihre Geltung beim physiologischen Vorgange des Hörens handelt.

HISTOLOGIE DER GEHÖRORGANE.

§ 97.

Den Bau des komplizierten Hörapparates, Form, Lage und Verbindung seiner einzelnen Teile lehrt die deskriptive Anatomie[1]; wie wichtig und notwendig es ist, auf das genaueste mit allen anatomischen Einzelheiten dieses subtilen Mechanismus vertraut zu sein, wird die Analyse der Schallleitung zeigen, wo wir Gelegenheit haben werden, wichtige physiologische Lehren aus scheinbar unwesentlichen anatomischen Verhältnissen herzuleiten. Die Aufgabe dieses Paragraphen ist auf die anatomische Untersuchung der eigentlichen Perceptionsorgane der Schallwellen beschränkt.


Fig. 94.



Bekanntlich dringt der Hörnerv bald nach seinem Abgange von der Gehirnbasis in die *pars petrosa* des Felsenbeins ein und begibt sich daselbst zu einem sehr kompliziert gestalteten, mit einer besonderen knöchernen Wandung versehenen Hohlorgan, dem knöchernen Labyrinthe. Hier ist es also auch, wo wir die Endausbreitung des Acusticus zu suchen haben. Eröffnen wir die knöcherne Labyrinthkapsel, so finden wir die Innenfläche derselben von einer bindegewebigen Membran, dem Periost, überzogen und mit einer Flüssigkeit, der Perilymphe Breschets, angefüllt. Letztere umgibt wie ein schützender sich enge anschmiegender Mantel den wesentlichen Kern des knöchernen Labyrinths, das häutige Labyrinth, einen membranösen Schlauch, welcher im ganzen die Form seiner knöchernen Kapsel wiederholt, der Wand desselben teils in gröfserem oder geringerem Umfange dicht an-

[1] Vgl. Henle, *Handb. d. system. Anat.* Bd. II. 2. Aufl. 1875. p. 745. — Koelliker, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 706. — Krause, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 116. — G. Retzius, *Das Gehörorgan d. Wirbelthiere.* 2 Bde. Stockholm 1881/84.

liegt teils nur durch zarte Gewebsfäden verbunden ist. Das knöcherne Labyrinth zerfällt bei Menschen und Säugetieren in drei Abschnitte, die *canales semicirculares* oder die knöchernen Bogengänge, den Vorhof und die Schnecke; die ersteren enthalten die ebenso benannten Teile des häutigen Labyrinths (s. d. schematische Fig. 94), die häutigen Bogengänge *bg*, der zweite die sackförmig angeschwollenen Teile desselben, den Utriculus oder *sacculus ellipticus*, *e*, und den *sacculus rotundus*, *r*, die dritte den wiederum schlauchförmig gestalteten *ductus cochlearis*, *dc*. Alle diese Abteilungen des häutigen Labyrinths kommunizieren untereinander, die Bogengänge und der Utriculus direkt, Sacculus und *ductus cochlearis* durch den *canalis reuniens*, *cr*, Utriculus und Sacculus endlich durch den häutigen *aquaeductus vestibuli*, *av*, welcher mit zwei kurzen Schenkeln aus den beiden Säckchen entspringt, durch den knöchernen *aquaeductus vestibuli* zur *dura mater* des Gehirns emporsteigt und daselbst blind endigt (Cotugno, Böttcher).[1] Dagegen bestehen offene Kommunikationen mit den Subarachnoidealräumen des Gehirns und des Rückenmarks für den perilymphatischen Raum der Schnecke (*scala tympani* s. u.) durch den *aquaeductus cochleae*[2], für die Endolymphe durch die Arachnoidealscheide des Acusticus.[3]

Bezüglich der Bogengänge ist zu bemerken, dafs sie von der ihnen entsprechenden knöchernen Labyrinthwand gröfstenteils durch Perilymphe relativ weit getrennt sind. Nur ihr konkaver Rand liegt der konvexen Innenfläche des knöchernen Bogenganges fest an und ist mit derselben durch kurze Bindegewebszüge verbunden[4]; ihr ganzer übriger Umfang wird dagegen in seiner Lage nur durch zarte vom Periost der Wandfläche entspringende Gefäfs- und Bindegewebsstränge fixiert. Sie sind im allgemeinen räumlich so zueinander gestellt, dafs zwei von ihnen senkrecht gegeneinander und zur Horizontalebene der Schädelbasis gerichtet sind, der dritte senkrecht zu den beiden ersten und parallel mit der Schädelbasis verläuft. Die zur Horizontalebene des Schädels senkrechten Bogengänge verschmelzen an dem einen Ende kurz vor ihrer Einmündung in den Utriculus zu einem gemeinschaftlichen Gange *g*, die andern Enden bleiben gesondert, und so kommt es, dafs sich die drei Bogengänge statt mit 6 nur mit 5 Mündungen in den Utriculus öffnen. Drei der letzteren, von welchen jede einem besonderen Bogengange angehört, zeichnen sich durch ihre aufgebauschte, flaschenförmige Gestalt (*o*, *s*, *u* Fig. 94) aus. Man hat sie deshalb mit dem Namen der Ampullen versehen, während die übrigen beiden, welche ohne auffällige Formveränderung in die Wand des Utriculus übergehen, kurzweg als glatte Enden bezeichnet werden. Die Ampullen sind es, welche im Gegensatze zu den andern Abschnitten der Bogengänge fast den ganzen ihnen angewiesenen Raum des knöchernen Labyrinths ausfüllen und zugleich auf gewissen alsbald näher zu betrachtenden Vorsprüngen ihres Inneren, den sogenannten Cristae, die Endausbreitung eines Teils der im *ramus vestibularis* (ram. anterior) des Acusticus enthaltenen Nervenfasern tragen. Der Rest der letzteren begibt sich an den *sacculus ellipticus* und *rotundus* des Vorhofs, wo er bis zu bestimmten ausgezeichneten Stellen desselben, den *maculae acusticae*, verfolgt werden kann. Der noch übrige Teil des häutigen Labyrinths, der *ductus cochlearis*, wird in seiner ganzen Ausdehnung von dem zweiten Aste des Acusticus, dem *ramus cochlearis* (ram. posterior) versorgt, welcher sich in dem dort befindlichen Cortischen Organe verzweigt. Im ganzen enthält also das innere Ohr des Menschen und der Säugetiere sechs besondere Nervenendstellen. Bei den übrigen Tierklassen erfährt diese Zahl entweder eine Steigerung, so z. B. bei den mit komplizierter

[1] Cotugno, *De aquaeductibus auris. human. intern.* Dissert. Wien 1774. — A. Boettcher, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1868. p. 305, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1869. p. 372; *Arch. f. Ohrenheilk.* 1882. Bd. XIX. — Clason, *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Pyhsiol.* von Henle u. Meissner 1871. p. 87. — Weber-Liel, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 929.

[2] G. Retzius, *Das Gehörorgan d. Wirbelthiere.* 1881/84. Bd. II. p. 330.

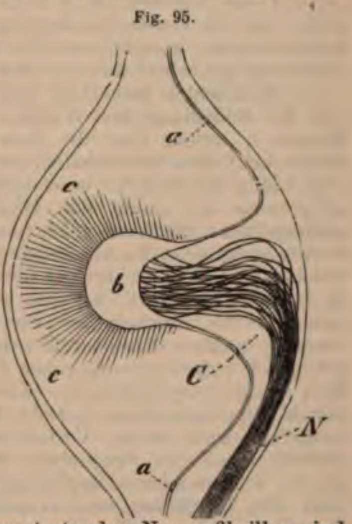
[3] Hasse, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1881. Bd. XVII. p. 188.

[4] Ruedinger, *Ärztl. Intelligenzbl.* 1866. No. 25; *Monatsschr. f. Ohrenheilk.* 1867. p. 26.

Hörorganen versehenen Vögeln und Reptilien bis auf acht, oder eine
niger beträchtliche Reduktion, wie z. B. bei den Fischen und Amphibien
Wirbellosen.

ie nähere Betrachtung der häutigen Bogengänge und der im Labyrinth-
des Vorhofs aufgehängten Säckchen ergibt zunächst, daſs alle diese
t einer wässerigen Flüssigkeit (Endolymphe) prall angefüllt sind. Was
tologischen Bau ihrer im frischen Zustande ganz durchsichtigen Wan-
anbetrifft, so bestehen dieselben ungeachtet ihrer Zartheit aus mehreren
n, einer äuſseren gefäſsführenden bindegewebigen Propria, einer darauf
wärts folgenden homogenen Glashaut (Basalmembran) und einem die
überziehenden einschichtigen Pflasterepithel. Dicht an der Utrikular-
g der Ampullen, und zwar an der aus dem konvexen Bogenrande
henden Fläche derselben, verdicken
imtliche der genannten Wand-
1, in besonders starkem Grade aber
ria und die Epithelbekleidung, und
ladurch einen kammförmig in das
lumen hineinragenden Vorsprung, die
ustica, welche sich dem unbewaffneten
ch schon durch ihre gelbliche Farbe
Ähnliche Veränderungen erleidet auch
d des Utriculus und des Sacculus an
ten scharf umschriebenen Stellen;
besitzen die zwei an beiden letz-
rten vorhandenen Wulstbildungen,
culae acusticae, einen annähernd
nigen Umriſs und fallen dem bloſsen
rch eine kreideweiſse Färbung auf.
ergestalt ausgezeichneten Punkte der
n und Vorhofssäckchen sind es nun,
ähnt, bis zu welchen die Fasern
s vestibularis vom Acusticus mühelos
werden können, und sie sind es
n welchen man das schlieſsliche
ser Fasern gesucht und gefunden hat.

Fig. 95.



ie zu den *maculae* und *cristae acusticae* tretenden Nervenfibrillen sind
markhaltig, bilden in der Propria einen dichten baumartigen Plexus,
aber, wie ältere Beobachter[1] gesehen haben wollten, Endschlingen,
gen dann alle ohne Ausnahme zu der Basalmembran und ihrem Epithel-
empor. Auf diesem Wege, vorzugsweise aber in der Nachbarschaft
lmembran, verlieren sie ihre Mark- und Primitivscheide und verlaufen
als marklose nackte Achsencylinder. Ihr ferneres Verhalten ist am
bei einigen Fischarten und bei niederen Tieren (Pteropoden) zu über-
und erläutert sich am einfachsten an der schematischen nach M.
es Untersuchungen entworfenen Zeichnung (Fig. 95). Dieselbe stellt
ängsdurchschnitt durch die Ampulle eines Rochens dar. Im Äquator
pulle springt an der einen Hälfte des Umfanges der unter dem Namen
custica bekannte halbmondförmige Wulst *C* vor, dessen Querschnitt,
Figur zeigt, kegel- oder pilzförmig gestaltet ist. Die pilzkopfförmige
ird gebildet, indem das einfache Epithel *a*, welches die Ampullenwand
t, an dem freien Rand des Wulstes zu einer dicken, fest aufsitzenden

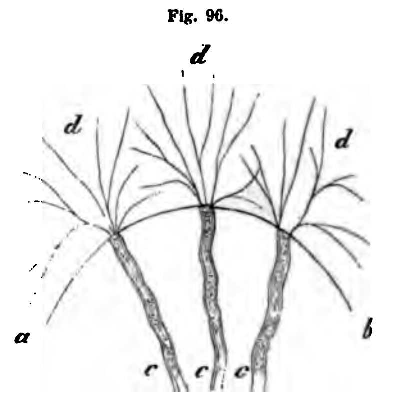
[1] VALENTIN, *Nov. act. acad. Leop. Carol.*, s. dies Lehrb. Bd. I. p. 521, u. anfänglich auch R. WAGNER, *Icones phys.* 1839. Tab. XXIX. Fig. 14. — HARTMANN, *Arch. f. Anat. u. Phys.* 8.

M. SCHULTZE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 330. — FR. E. SCHULZE, ebenda. 81. — OWSJANNIKOW u. KOWALEWSKI, *Über d. Centralnervensyst. u. d. Gehörorgan d.* s. St. Petersburg 1867. — V. HENSEN, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1862. Bd. XIII. p. 319. — *h. f. mikrosk. Anat.* 1868. Bd. IV. p. 375. — J. RANKE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1875. Supplementband p. 77. — CLAUS, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1876. Bd. XII. p. 103.

Zellenmasse *b* anschwillt, von deren Oberfläche lange, steife **Borsten** *c* radienförmig ausstrahlen. Der Stamm des Ampullennerven *N* verläuft in dem Teil der Wand, von welchem die Crista sich erhebt. Sobald er in der Basis der letzteren angelangt ist, biegen seine Fasern allmählich in stumpfen oder mehr weniger spitzen Winkeln nach innen um und verlaufen als breite, markhaltige Fasern nach dem Rande des Wulstes bis an die Epithelgrenze, an welcher sie sich dem Blick entziehen. Befreit man den Rand von dem dicken Epithelpilzkopf, so sieht man (Fig. 96) die breiten markhaltigen Fasern *c c* genau an der Grenze *a b* zwischen Wulst und Epithel sich plötzlich in dichte besenartige Büschel aufserordentlich zarter, verästelter markloser Fasern *d d* (Achsencylinder nach SCHULTZE) auflösen, welche in dem Epithelwulst gegen dessen freie Oberfläche verlaufen.

Diese Angaben M. SCHULTZEs unterliegen gegenwärtig keinem Zweifel mehr, wie am besten die Bestätigung derselben durch die mit so aufserordentlicher Sorgfalt ausgeführten Untersuchungen von RETZIUS[1] ergibt, wohl aber haben einige seiner ferneren Mitteilungen begründeten Einspruch erfahren.

Fig. 96.



Namentlich kann seine Auffassung von der Bedeutung der Wimpern oder Borsten *c*, welche über die freie Oberfläche der Crista hervortreten, jetzt als eine völlig irrtümliche bezeichnet und zu gunsten der zuerst von HARTMANN aufgestellten, dann von allen folgenden Forschern adoptierten Anschauung, nach welcher jene Wimperhärchen nicht, wie M. SCHULTZE und F. E. SCHULZE wollten, zwischen den Epithelzellen der Crista wurzeln, sondern denselben fest und unbeweglich aufsitzen, aufgegeben werden. Mit dieser notwendigen Korrektur der M. SCHULTZEschen Ansicht kommt natürlich auch seine Vermutung in Fortfall, dafs die fraglichen Gebilde als die unmittelbaren Fortsetzungen der über den Basalsaum hervorragenden freien Achsencylinder (Fig. 96 *ddd*) zu betrachten wären. Das Vorkommen von Wimperzellen mit unbeweglichen, starren Wimpern ist nicht auf die Cristae der Rochenampullen beschränkt, sondern ist auch für andre Fischarten konstatiert worden (F. E. SCHULZE) und kehrt in den verschiedensten Tierklassen, endlich auch beim Menschen wieder. Abweichungen von diesem ganz typischen Verhalten existieren nur insofern, als sich bei einigen Geschöpfen (Pteropoden nach CLAUS und RANKE) eine gröfsere Zahl von Wimpern oder Borsten, bei andern (Fische, Vögel, Säugetiere, Mensch) nur ein einziges Wimperhaar über die freie Zellfläche erhebt. Zum Unterschiede von den echten Wimperzellen mit schwingenden Wimpern heifst man diese neue Art mit unbeweglichen Cilien auch **Borsten-, Haar- oder Stäbchenzellen**. Über das weitere histologische Verhalten der Borstenzellen unterrichtet man sich am besten, wenn man frisch geöffnete Vorhöfe von Säugetieren (Katzen) in 0,5% Überosmiumsäure auf ungefähr eine halbe Stunde versenkt, darauf in reinem Wasser aufbewahrt und nach 24 Stunden das Epithel der Ampullen mit Präpariernadeln abschabt. Hierbei erkennt man bald, dafs die *crista acustica* von einem **einschichtigen Cylinderepithel** überzogen wird, welches sich nicht mit plötzlichem Sprunge aus den Pflasterzellen der übrigen Ampullenwand emporhebt, sondern sich in allmählichem

Fig. 97.

a b

[1] G. RETZIUS, *Das Gehörorgan d. Wirbelthiere.* Stockholm 1881/84. Bd. I. p. 134.

bergange aus denselben entwickelt. Die gut ausgebildeten Formen der Cylinder-
llen sondern sich in zwei scharf gesonderte Gruppen, in eigentliche Epithel-
llen (Stützzellen) ohne Wimperbesatz und in Borstenzellen. Erstere haben
ie Gestalt kleiner abgestumpfter Kegel, deren stumpfe, häufig gezähnelte
pitzen auf der Bindegewebsgrundlage festgewachsen sind, ragen mit ihren
eiteren Basen frei in den Binnenraum der Ampullen und Säckchen des
orhofs hinein und zeigen in der Regel nahe dem Fuſsende einen ovalen Kern
it Kernkörperchen (Fig. 97 *a*). Letztere (Fig. 97 *b*) besitzen eine flaschen-
örmige Gestalt, enthalten ebenfalls in der Nähe ihres spitzeren Fuſses einen
valen Kern mit Kernkörperchen, tragen aber als wesentliches Kennzeichen
uf dem freien Ende ihres schmalen Halses ein deckelähnliches Gebilde von
tarkem Glanze (Basalsaum), über welchem sich ein starrer, ebenfalls glänzender,
ach RETZIUS aus vielen kleinen Fasern zusammengesetzter Fortsatz erhebt,
das Hörhaar M. SCHULTZES. Die Körper der eigentlichen Epithelzellen schlieſsen
nicht selten gelbliche Pigmentkörnchen ein und bedingen dadurch das erwähnte
gelbliche Aussehen der *maculae* und *cristae acusticae*. Beide Zellarten sind so
nebeneinander geordnet, daſs fast regelmäſsig je eine Haarzelle von 5 Cylinder-
zellen umgeben wird und umgekehrt auch je eine Cylinderzelle im Zentrum von
5 Haarzellen steht.

Die eben geschilderten histologischen Eigentümlichkeiten des Cristaepithels
wiederholen sich in dem Epithel der *maculae acusticae*[1], und auch darin gleichen
die beiden Endbezirke des Acusticus einander, daſs ihre Cilien von einer halb-
flüssigen zähen Substanz eingehüllt werden, welche nach Behandlung mit
gewissen Reagenzien in Hautform erstarrt und dadurch zu der Annahme einer
besonderen Deckmembran, der *cupula terminalis* LANGS[2], verführt hat. Als
einzige Differenz von Bedeutung läſst sich nur der Umstand bezeichnen, daſs
die schleimige Deckmasse der *maculae acusticae* auf ihrer von Endolymphe
umspülten freien Fläche mit zahlreichen kleinen Konkrementen anorganischer
Natur, den sogenannten Hörsteinen, Otolithen, übersät ist, welche der-
jenigen der Ampullen abgehen. Bei der mikroskopischen und mikrochemischen
Untersuchung der Otolithenschicht zeigt sich, daſs dieselbe teils aus zahl-
reichen kleinen amorphen und kristallinischen Körnchen, teils aus gröſseren
Kristalldrusen kohlensauren Kalks besteht. Ihre Anwesenheit ist es, auf welcher
die früher erwähnte Kreidefarbe der *maculae acusticae* beruht. Bei Fischen,
bei welchen die Otolithenbildungen eine gröſsere Massenhaftigkeit erlangen,
zeigen dieselben auf ihrer der Bläschenwand zugekehrten Seite eine Vertiefung,
welche einen genauen Abdruck der vorspringenden Leiste, in welcher die Nerven
endigen, darstellt.

Über die Beziehungen der Nerven zu den Cylinderzellen der *maculae*
und *cristae acusticae* herrschen die gleichen Unklarheiten, wie wir sie überall
bei der Frage über den letzten peripheren Verbleib der verschiedenen Nerven-
arten antreffen. Man begegnet zwar mehrfach der bestimmten Behauptung
eines unmittelbaren Überganges markloser Achsencylinder oder Achsenfibrillen in
die Substanz der Haarzellen[3], aber auch mehrfach der vorsichtigen Beschreibung
eines allerdings sehr innigen Berührungs- nicht jedoch Verschmelzungsver-
hältnisses. Sehr beachtenswert ist in dieser Hinsicht die Mitteilung von
RETZIUS, nach welcher die fibrillär gestreiften Achsencylinder häufig mit einer
endständigen dreieckigen Verbreiterung, Nervenplatte, die Basen der Haar-
zellen becherartig umschlieſsen und mit feinsten Achsenfibrillen die Oberfläche

---

[1] ODENIUS, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. III. p. 115.

[2] Vgl. LANG, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1862. Bd. XIII. p. 303. — C. HASSE, *Anat. Studien*, ...pzig 1869. p. 1. — G. RETZIUS, *Das Gehörorgan d. Wirbelthiere.* Stockholm 1881/84. Bd. I. p. 135, Bd. II. p. 263 u. fg.

[3] O. V. GRIMM, *Bulletin de l'Académie des sciences de St. Pétersbourg.* 1869. T. XIV. p. 73; *Mélanges biologiques.* 1869. T. VII. p. 92. — HASSE, *Göttinger Nachr.* 1867. No. 11, u. *Ztschr. f. wiss.* ...ol. 1868. Bd. XVIII. p. 359. — JOH. RANKE u. CLAUS, a. a. O. vgl. h. l. p. 231.

der letzteren umspinnen (Fig. 98)[1]. Jedenfalls weisen aber dennoch alle bekannt gewordenen histologischen Thatsachen darauf hin, dafs wi modifizierten Epithelformen der Borstenzellen als die eigentl Endapparate des Acusticus im Vorhofe zu betrachten haben.

Aufser dieser Endigung des *ramus vestibularis* des Acusticus im Vorhofe mufs aber noch eine zweite in dem bisher unberücksichtigt gelassenen Teile des häutigen Labyrinths, der Schnecke, existieren, da derselben eine sehr beträchtliche Zahl markhaltiger Fasern durch einen besonderen Ast des Hörnerven, den *ramus cochlearis*, zugeführt wird. CORTIS[2] bahnbrechende Arbeiten haben hier denn auch in der That einen wunderbar zusammengesetzten Apparat kennen gelehrt, das seinen Namen tragende CORTIsche Organ, dessen schwierig zu entwirrende Einzelheiten noch immer zu erneuten Untersuchungen Anlafs geben, ungeachtet mancher noch schwebenden Streitfragen aber zu dem Schlusse berechtigen, dafs in ihm nicht nur der nervöse Endapparat zu suchen ist, sondern dafs in ihm auch, wie im Vorhof, wiederum Haarzellen die letzten Ausläufer des betreffenden Acusticuszweiges in sich aufnehmen. Es kann natürlich nicht unsre Aufgabe sein, die ganze grofse Reihe von Einzeluntersuchungen, welche seit CORTI über den histologischen Bau der Schnecke angestellt worden sind, in historischer Folge kritisch vorzuführen, in dieser Beziehung mufs auf die unten citierten Lehrbücher und Monographien[3] verwiesen werden; unsre Aufgabe kann nur darin bestehen, die wichtigsten anatomischen Verhältnisse, insbesondere diejenigen, welche nachweisbar oder mutmafslich von besonderer physiologischer Bedeutung sind, soweit sie durch die besten Beobachter richtig erkannt sind oder mindestens für wahrscheinlich gehalten werden, kurz zu erläutern.

Fig. 98.

Der um den Modiolus, die Spindel der Schnecke, herumlaufende gewundene Kanal, der Schneckenkanal im weiteren Sinne, zerfällt in drei, durch knöcherne oder häutige Scheidewände vollständig geschiedene Räume, deren Gestalt und gegenseitige Lagerung am besten aus Fig. 99, welche einen schematischen Durchschnitt dieses Kanals darstellt, ersichtlich ist. Die Hauptscheidewand ist das Spira *lamina spiralis*, *Lsp.*, welches aus einer vom Modiolus ausgeh

---

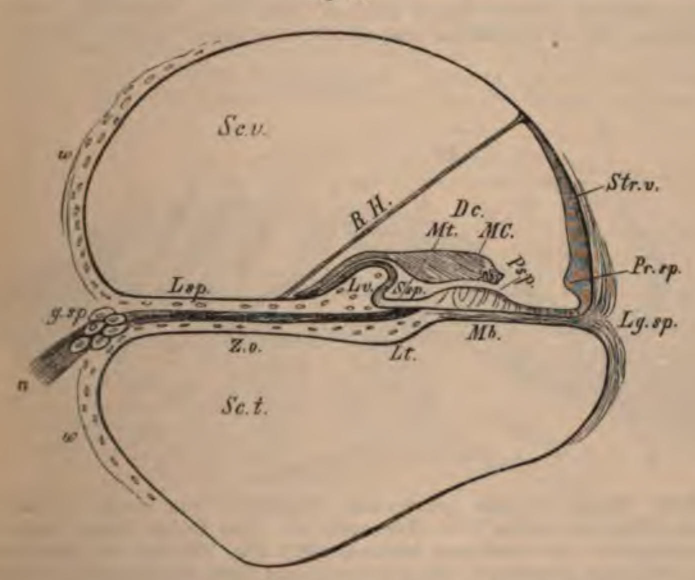
[1] V. EBNER, *Ber. d. naturw.-med. Vereines in Innsbruck*. 1872. — G. RETZIUS, *Das organ d. Wirbelthiere*. Stockholm 1881/84. Bd. II. p. 131, 187, 362.

[2] CORTI, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1851. Bd. III. p. 109.

[3] KOELLIKER, *Über die letzten Endigungen des nervus cochleae und die Function der S* Würzburg 1854; *Handb. d. Gewebelehre*. 5. Aufl. 1867. p. 706. — CLAUDIUS, *Ztschr. f. wiss.* 1857. Bd. VII. p. 154. — REISSNER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 420. — A. BOETTCHER, *microscop. de ratione qua nerv. cochl. mammalium terminatur.* Diss. inaug. Dorpat 1856; *pathol. Anat.* 1859. Bd. XVII. p. 243, 1860. Bd. XIX. p. 224 u. 450; *Acta nova Acad. Caes.* 1869. Bd. XXXIV. — F. LEYDIG, *Lehrb. d. Histiologie*. 1857. p. 264. — DEITERS, *Ztschr. Zoologie*. 1859. Bd. X. p. 1.; *Unters. über d. lamina spiral. membranacea*. Bonn 1860; *Arch. u. Physiol.* 1860. p. 405, u. 1862. p. 262; *Arch. f. pathol. Anat.* 1860. Bd. XIX. p. 445. — O. B *Ztschr. f. wiss. Zoologie*. 1863. Bd. XIII. p. 319 u. 481, u. *Arch. f. Ohrenheilk.* 1871. Bd. VI. p. 1. — *Handb. d. system. Anat.* 2. Aufl. Bd. II. 1875. p. 797. — LOEWENBERG, *La lame spir. du de l'oreille de l'homme et des mammifères*. Paris 1867. — MIDDENDORP, *Monatschr. f. Oh* 1868. No. 11—12. — C. HASSE, *Ztschr. f. wiss. Zoologie*. 1867. Bd. XVII. p. 598 u. 64 Bd. XVIII. p. 359; *Die vergleich. Morphol. u. Histol. der häutigen Gehörorg. d. Wirbelth.* 1873. — NUEL, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1872. Bd. VIII. p. 200. — WALDEYER, STRICKERS *d. Lehre v. d. Geweben*. 1872. p. 815. — GOTTSTEIN, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1870. p. 625, *f. mikrosk. Anat.* 1872. Bd. VIII. p. 145. — LAVDOWSKY, ebenda. 1876. Bd. XIII. p. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. 1876. Bd. I. p. 125. — G. RETZIUS, *Das Geh Wirbelthiere*. Stockholm 1881/84.

knöchernen Leiste, *zona ossea*, *Z o*, und einem an dem Aufsenrand der letzteren angehefteten zur äufseren Wand der Schnecke gehenden häutigen Blatt, *zona membranacea* oder *membrana basilaris*, *M b*, zusammengesetzt ist. Früher kannte man nur diese eine Scheidewand und bezeichnete den oberhalb derselben nach der Schneckenspitze zu gelegenen Halbkanal als Vorhofstreppe, *scala vestibuli*, *Sc. v.*, den unterhalb gelegenen als Paukentreppe, *scala tympani*, *Sc. t.* Es existiert jedoch noch eine weitere, zuerst von REISSNER richtig beschriebene, von KOELLIKER als REISSNERsche Haut benannte membranöse Scheidewand *R H.*, welche von der oberen Seite der *zona ossea* unweit ihres Aufsenrandes entspringend schräg gegen die Aufsenwand der

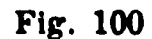
Fig. 99.



Schnecke ausgespannt, einen dritten, zwischen Vorhofs- und Paukentreppe gelegenen mittleren Kanal von dreieckigem Querschnitt, den Schneckenkanal im engeren Sinne, *canalis* oder *ductus cochlearis* oder die *scala media*, *D c*, abgrenzt. Alle drei Kanäle sind von Labyrinthwasser erfüllt. Der mittlere birgt das CORTIsche Organ (*papilla spiralis*, *P. sp.*) mit den Enden des Schneckennerven; letzteres ist es also, dessen Einrichtung hier zu erörtern ist. Zur Erläuterung dienen die beiden folgenden Figuren, von denen Fig. 100 einen Querschnitt durch den *canalis cochlearis* und die ihn begrenzenden Abschnitte des Spiralblattes samt der CORTIschen Membran (*M C.* Fig. 99), Fig. 101 eine Flächenansicht des in ihm enthaltenen CORTIschen Organs von der Vestibularseite aus darstellt.

Das knöcherne Blatt der *lamina spiralis* (*B.* Fig. 100) ist in seinem Innern von einem System anastomosierender Kanäle durchzogen, welche gegen den Aufsenrand der *zona ossea* hin zu einer Spalte, durch welche es in zwei [übe]reinander liegende Lamellen getrennt wird, zusammenfliefsen. In diesen [Ka]nälen und der Randspalte laufen vom Modiolus in sie ausstrahlend die [Nerv]erbündel des Schneckennerven *N.* Das Periost der Schneckenwände über[kl]eidet die Tympanal- und Vestibularseite der *zona ossea*. Die *zona membranacea* beginnt bei *a* auf der Vestibularseite der *zona ossea* mit einem Abschnitt,

welcher *habenula sulcata* benannt ist. Dieselbe stellt einen verdickten Teil des Vestibularperiosts der *zona ossea* dar und endigt nach aufsen mit einem frei in den *canalis cochlearis* vorspringenden Rand *b* (*labium vestibulare*, *L v* Fig. 99), welcher kammartig aus einer Reihe nebeneinander dichtgedrängt stehender zahnartiger Vorsprünge *b* Fig. 101 zusammengesetzt ist. Diese Vorsprünge, welche Corti Zähne der ersten Reihe genannt hat, erscheinen, von oben gesehen, als glänzende breite am Rand gerade abgeschnittene Wülste, welche sich nach innen eine Strecke weit gerade oder gewunden gegen den Modiolus hin fortsetzen, zum Teil zusammenfliefsen, zum Teil sich dichotomisch spalten. Ähnliche kleinere, längliche oder rundliche Wülste, *w w* Fig. 101, zeigen sich auf der Oberfläche des inneren Teils der *habenula sulcata*. Länge und Breite der Zähne der ersten Reihe nimmt gegen die Kuppel der Schnecke kontinuierlich ab. Unter diesen Zähnen, von ihnen überwölbt, verläuft ein nach aufsen offener Halbkanal, *semicanalis* oder *sulcus spiralis* (*S. sp.* Fig. 99


Fig. 100

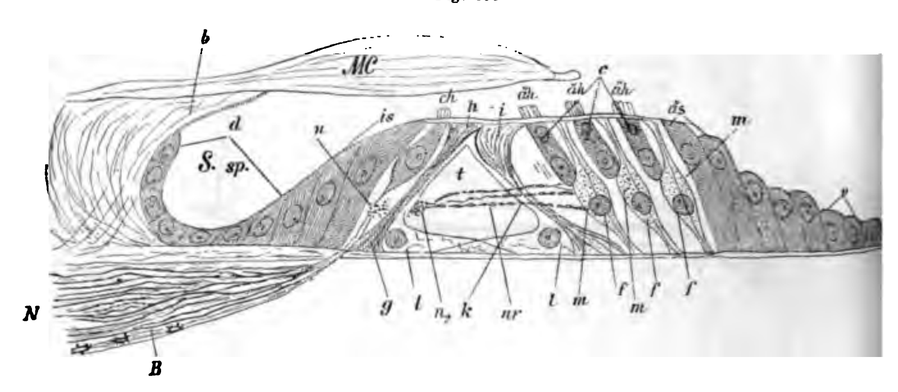
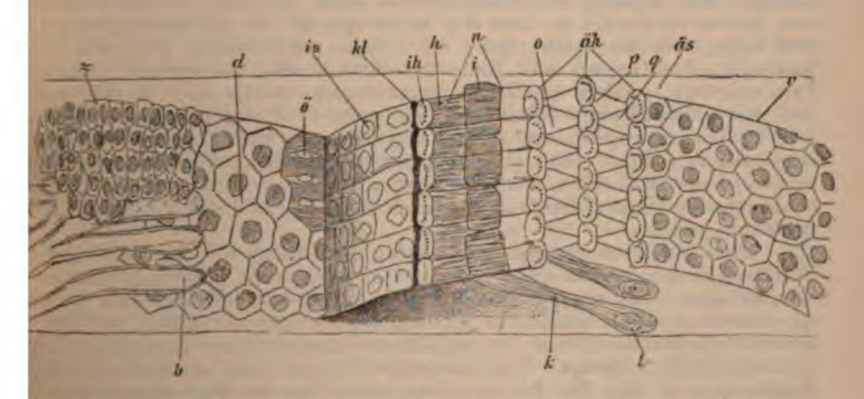


Fig. 100), dessen konkav gekrümmte Oberfläche von einem einschichtigen kubischen Epithel (*d* Fig. 100) überzogen ist. Den Boden dieses Kanals bildet der Anfangsteil der *membrana basilaris* (*M b.* Fig. 99), die von Koelliker benannte *habenula perforata*. Dieselbe zeigt auf ihrer dem *ductus cochlearis* zugewandten Oberfläche eine Reihe paralleler von innen nach aufsen gerichteter, durch seichte Furchen getrennter leistenartiger Vorsprünge, die scheinbaren Zähne Cortis, Rippen Lavdowskys, und an ihrer äufseren Grenze zwischen den Leisten eine Reihe von Löchern (*ö* Fig. 101), welche für den Durchtritt der Schneckennervenfasern in den mittleren Schneckenkanal bestimmt sind. Derjenige Abschnitt der *membrana basilaris*, welcher nach aufsen auf die *habenula perforata* folgt, ist der Träger des eigentlichen Cortischen Organs und ist von Corti mit letzterer zusammen *habenula denticulata*, von Koelliker für sich *habenula tecta* benannt worden. Der noch weiter auswärts gelegene, zwischen *habenula tecta* und *ligamentum spirale* ausgedehnte Teil der *membrana basilaris* endlich führt den Namen der *zona pectinata*.

Das Cortische Organ, welches der *habenula tecta* aufgelagert und teilweise mit ihr verwachsen ist, besteht im wesentlichen aus denjenigen Gebilden, welche Corti als Zähne zweiter Reihe bezeichnete. Dieselben stellen aus stabartigen Fasern zusammengesetzte Bögen dar, welche mit ihren Enden der *membrana basilaris* fest aufgelötet sind, ihre Wölbungen dagegen nach aufwärts gegen den *ductus cochlearis* kehren. Beim Menschen finden sich nach den Zählungen von Retzius etwa 3850 solche Bögen in regelmäfsiger Reihe einer neben dem andren längs des ganzen Spiralblattes von der Basis bis zur Kuppel des Schlauches angebracht und an ihren Gipfeln so untereinander

unden, daſs ihre Gesamtheit einem parallel zum Rande des knöchernen ralblattes hinziehenden langen gekrümmten Stege gleicht. Der von ihnen rwölbte Raum ist der sogenannte Schneckentunnel (*t* Fig. 100). Die inneren *zona ossea* zunächst befindlichen Abschnitte dieses Steges, die inneren rischen Fasern *g*, oder auch die inneren Pfeiler, haben einen im zen rundlichen Querschnitt, sind ziemlich starr und lassen zwei verdickte len erkennen, deren eines dicht vor den Löchern der *habenula perforata membrana basilaris* aufsitzt; das andre schräg nach oben und auſsen gestete Endstück *h*, von Corti irrtümlich als gesondertes Organ aufgefaſst und er dem Namen des *coin articulaire interne* beschrieben, zeigt eine nach aufrts gewandte ziemlich regelmäſsig viereckige Fläche und stöſst mit seinen enfalls abgeplatteten Seitenflächen direkt an diejenigen seiner Nachbarn. e oberen Endstücke, Gelenkstücke Cortis, zusammengenommen müssen mit eine kontinuierliche Leiste bilden, an deren freien nach auſsen gekehrten d schwach ausgehöhlten Flächen die Anfänge der äuſseren Cortischen sern eine bequeme Stütze finden können. Letztere beginnen mit ähnlichen, er breiteren angeschwollenen Gelenkstücken *i*, wo die inneren aufhören, und

Fig. 101.



zen sich als cylindrische biegsame Fäden *k* fort, welche schwach S-förmig bogen, schräg gegen die Grundmembran hinabsteigen, um sich an diese mit ckenförmig erweiterten Enden anzusetzen. Die oberen Gelenkstücke, Cortis *ins articulaires externes*, bilden wie diejenigen der innern Fasern eine zummenhängende, klaviaturähnliche Reihe; es entspricht aber nicht, wie Corti gab, jedes äuſsere Gelenkstück einem inneren, sondern letztere sind, wie Audius zuerst gesehen hat, und wie auf Flächenansichten leicht zu bestätigen , zahlreicher als erstere, so daſs auf je drei innere nur je zwei äuſsere mmen. An den Fuſsenden sowohl der inneren als auch der äuſseren Fasern, d zwar auf der dem Tunnelraume *t* zugewandten Seite, bemerkt man Anfungen eines kernhaltigen Protoplasmas (*l l* Fig. 100), von welchem Retzius[1] eigt hat, daſs es sowohl mit breiter Sohle den Tunnelboden überdeckt als h in dünner Mantelschicht die ganze übrige Oberfläche der Pfeiler kleidet, womit die Koellikersche[2] Beschreibung einer daselbst vordenen Pfeilerhaut ihre beste Erklärung und Erledigung findet. Die iler selbst sind keine homogenen Bildungen, sondern setzen sich aus en durch eine Kittsubstanz vereinigten Längsfibrillen zusammen. Ihre

[1] G. Retzius, a. a. O. Bd. II. p. 365.
[2] Koelliker, *Handb. d. Gewebelehre*. 5. Aufl. 1867. p. 722.

Länge nimmt mit der Höhe der verschiedenen Windungen der *scala media* zu; diejenige der inneren Bogenfasern beträgt in der ersten Windung nach CORTI bei Tieren 30 μ, in der dritten und obersten 34 μ, diejenige der äufseren dort 45—49 μ, hier 69 μ. Auch die Spannweite der von ihnen gebildeten Arkaden ist nach HENSEN in den verschiedenen Windungen der Schnecke verschieden grofs, am kleinsten an der Basis, am gröfsten in der Kuppel der Schnecke; in gleichem Sinne variiert nach HENSEN auch die Breite der *membrana basilaris*. Hinsichtlich ihrer histologischen Bedeutung haben wir die Bogenfasern wohl als umgewandelte Epithelzellen[1] anzusehen, wenn auch LAVDOWSKY[2] in einer kurz gehaltenen Notiz zwischen ihrer Entwickelung und derjenigen von Muskelfasern eine gewisse Übereinstimmung findet und ihnen die Fähigkeit vindiziert, sich im lebensfrischen Zustande unter der Einwirkung eines tetanisierenden elektrischen Stromes kontrahieren zu können.

Die eben beschriebenen Hauptteile des CORTIschen Organs sind umgeben von einem Komplex weiterer Gewebselemente, welche teils der Grundmembran parallele Decken im Niveau der Bogengipfel herstellen, teils sich von diesen Decken gegen die Grundmembran hin erstrecken und die CORTIschen Fasern nach aufsen und innen einfassen. Zu den ersteren gehört zunächst die CORTIsche Membran (*M C* Fig. 99, 100), eine streifige Haut, welche der *habenula sulcata* vom Ursprung der REISSNERschen Haut (*R H* Fig. 99) an aufgelagert, vom *labium vestibulare* an über den *sulcus spiralis* (*S sp.*) hinweggespannt ist und nicht, wie KOELLIKER will, mit einem regelmäfsigen Netzwerk blasser Fasern in der Gegend und Höhe der Gelenkenden der inneren CORTIschen Fasern endigt, sondern noch eine kurze Strecke weiter nach aufsen verläuft und mit abgestumpfter Spitze plötzlich aufhört. Unterhalb dieser Membran, jedoch nicht in organischer Verbindung mit ihr, trifft man die sogenannte *membrana reticularis*, eine vielfach gegliederte Gitterhaut, welche von KOELLIKER entdeckt, die vollendete Klärung ihrer schwierigen Strukturverhältnisse den eindringenden Untersuchungen namentlich von DEITERS, LAVDOWSKY und RETZIUS verdankt.

An Versilberungspräparaten, deren Bedeutung für das mikroskopische Verständnis der *lamina spiralis* zuerst von LAVDOWSKY gewürdigt worden ist, erkennt man, dafs die fragliche Membran kaum etwas Andres sein kann, als die überall zusammenhängende Kittsubstanz, welche die freien aufwärts gekehrten Flächen sämtlicher das Spiralblatt überdeckenden Elemente einrahmt und aneinander befestigt. Ihre mächtigste Entwickelung erreicht sie auf der Papilla spiralis (*Psp.* Fig. 98), der Lagerungsstätte des Bogenapparats, wo sie mit einer hellen Platte (*n* Fig. 101), deren Innenrand an die äufsere Begrenzungslinie der Gelenkenden der inneren CORTIschen Fasern (*h* Fig 101) angeheftet ist, beginnt. Die einzelnen oblongen Stücke, aus welchen sich diese Platte zusammensetzt, entsprechen ihrer Zahl nach der Zahl der inneren Fasern und laufen über die Gelenkenden der äufseren Fasern (*i* Fig. 101) hinweg, um in kurzer Distanz nach aufsen von denselben mit scharfem geradlinigem Rande aufzuhören. Die übrige eigentliche Netzmembran besteht aus drei von innen nach aufsen aufeinander folgenden Reihen von trommelschlägelförmigen Stäbchen, Phalangen *o*, *p*, *q* (DEITERS), welche so angeordnet sind, dafs die Enden der Phalangen einer Reihe zwischen die Anfänge der Phalangen der folgenden Reihe eingeklemmt sind, wie dies am einfachsten aus Fig. 101 zu ersehen ist. Es bleiben auf diese Weise zwischen den Mittelstücken der Stäbchen ovale Lücken (*ä h* Fig. 101), welche ebenfalls drei von innen nach aufsen folgende Reihen in der Weise bilden, dafs die Lücken der einen Reihe mit denen der folgenden alternieren. An die äufsersten Phalangen fügt sich ferner eine mehrfache Reihe unregelmäfsig polygonaler Felder an, welche den oberen Flächen der später noch zu erwähnenden äufseren Stütz-

[1] LAVDOWSKY, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1876. Bd. XIII. p. 503.
[2] KOELLIKER, a. a. O. — G. RETZIUS, a. a. O. Bd. II. p. 365.

llen (*ä s* Fig. 100) angehören. Die innersten Phalangen sind mit ihren neren Enden den Gelenkstücken der äuſseren CORTIschen Fasern aufgelagert der aufgewachsen, und zwar je eines einem solchen Gelenkstücke; ihren Verauf bis dahin deckt die helle Platte, welche von den Gelenkköpfchen der inneren ORTIschen Pfeiler entpringt. Der soeben beschriebene Abschnitt der Netzembran, die *membrana reticularis propria,* stöſst nach innen auf eine einfache eihe ovaler Plättchen (*i h* Fig. 100, 101) und schlieſst hinter denselben mit iner verhältnismäſsig dicken Leiste (*k l* nach RETZIUS) ab. Jenseits dieser trifft nan sodann auf oblonge Kittrahmen (*is* Fig. 100, 101), dann noch weiter inwärts die regelmäſsig polygonalen Kittrahmen der den Boden des *sulcus piralis* bedeckenden Epithelien (*d* Fig. 100, 101), und endlich am weitesten nach innen eine der *habenula sulcata* aufsitzende Lage kernführender Endothelplättchen (*s* Fig. 101). Es ist dies die *membrana reticularis accessoria interna*, welcher eine ähnlich beschaffene aus den Kittmassen der äuſseren Stützzellen (*äs* Fig. 100) und dem Epithel der *zona pectinata, v,* gebildete *membrana reticularis accessoria externa* gegenübersteht. Für die kernlosen endothelialen Feldchen, welche LAVDOWSKY den äuſseren Rand des Sulcusepithels einfassen läſst, und RETZIUS irrtümlich mit der erwähnten Leiste am Innenrande der inneren Haarzellen (*k l* Fig. 101) zusammenwirft, fehlt eine klare histologische Grundlage, wenn eine solche nicht etwa in den Füſschen der inneren CORTIschen Pfeiler gegeben sein sollte.

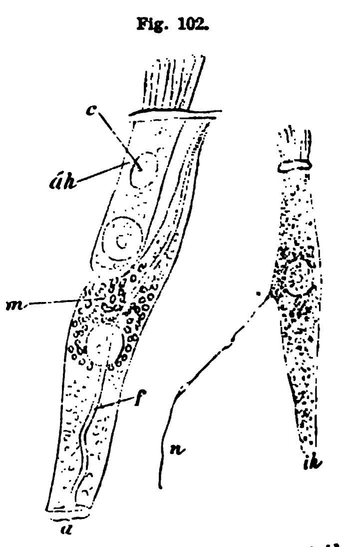
Unter den epithelialen Elementen, welche die verschiedenen Abteilungen der *membrana reticularis* zusammensetzen helfen oder in ihr Maschenwerk verstrickt sind, haben die schon von CORTI gesehenen, aber in ihrer Lagerung nicht richtig erkannten CORTIschen Zellen die höchste physiologische Bedeutung. Dieselben finden sich in doppelter Form als äuſsere und als innere CORTIsche Zellen vor (Fig. 100, 101, 102 *äh, ih*). Die inneren CORTIschen Zellen sind zarte, sehr vergängliche, konische Zellen mit groſsem ovalen Kerne und sehr stark gekörntem trüben Protoplasma, welche mit ihren basalen Flächen in Lücken der Netzmembran (*ih* Fig. 101) eingepaſst sind, mit ihrer äuſseren Körperhälfte die ihnen zugekehrten hohlkehlenartig vertieften Köpfchen (*h* Fig. 101) der inneren Pfeiler ausfüllen und ihre zugespitzten Fuſsenden gegen die Grundmembran richten, ohne dieselbe jedoch zu erreichen. Zur weiteren Sicherung ihrer Lage sind sie nach einwärts, d. h. nach der Seite des *sulcus spiralis* hin, von einer Anzahl hoch emporgeschossener Epithelzellen (*is* Fig. 101), innerer Stützzellen, gedeckt, welche unter schneller Höhenabnahme kontinuierlich in das Deckepithel des *sulcus spiralis* (*d* Fig. 101) übergehen, also offenbar nur mächtigere Entwickelungsstufen dieser Epithelform darstellen, und deren Kittgrenzen durch die oblongen Felder (*is* Fig. 101) der Netzmembran nach einwärts von den ovalen der inneren CORTIschen Zellen angedeutet werden.

Die äuſseren CORTIschen Zellen (*äh* Fig. 101, 102) haben im allgemeinen ein festeres Gefüge als die inneren, sind aber ferner noch vor letzteren durch eine Eigentümlichkeit ausgezeichnet, welche zu vielfachen Diskussionen Anlaſs gegeben hat, durch die innige Verbindung nämlich, welche sie mit einer zwischen ihnen eingeschobenen besondern Zellenart, den nach ihrem Entdecker benannten DEITERSschen Zellen, eingehen. Einigen Beobachtern[1] hat diese Verbindung den Eindruck von solcher Festigkeit gemacht, daſs sie eine solidarisch gewordene Doppelbildung vor sich zu haben glaubten und die kombinierten Elemente als einheitliche Zwillingszellen ansprachen; andre, und unter ihnen namentlich RETZIUS, leugnen dagegen jede wahre Verschmelzung zwischen CORTIschen und DEITERSschen Zellen und halten die räumliche Sonderung beider Elemente für eine ausgemachte Sache. Folgen wir der Schilderung des letztgenannten Autors, so erscheinen die äuſseren CORTIschen Zellen im frischen Zustande hell und durchsichtig bis auf eine äuſserste dünnste Mantel-

[1] GOTTSTEIN, WALDEYER, NUEL, LAVDOWSKY, a. a. O.

schicht, welche eine feinkörnige Beschaffenheit besitzt, schliefsen wie die inneren Cortischen Zellen, grofse ovale, ihren Fufsenden nahegelegene, mit 1—2 Kernkörperchen versehene Kerne ein, sitzen wie diese mit ihren basalen Flächen in bestimmten Lücken (*äh* Fig. 101, 102) der Netzmembran fest und reichen mit ihren abgerundeten Fufsenden bis gegen die Mitte des von Netz- und Grundmembran begrenzten Raumes. Hier aber treffen sie unter spitzen Winkeln mit den schräg gestellten Deitersschen Zellen (*f* Fig. 100, Fig. 102a) zusammen, verschmelzen jedoch mit denselben nicht, sondern senken sich nur in den mittleren Körperabschnitt (*m m m* Fig. 100 und 102a) dieser Elemente ein, ohne jemals ihre Individualität einzubüfsen. Was die Deitersschen Zellen selbst betrifft, so sind dieselben nach Retzius von ganz eigenartiger Einrichtung. Von ihrem Entdecker als langgestreckte Spindeln beschrieben, welche mit ihren haarfein ausgezogenen oberen Fortsätzen den Phalangen der Netzmembran, mit ihren unteren der Grundmembran angeheftet sind, haben die mit vervollkommneten Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen von Retzius gezeigt, dafs die Deitersschen Zellen die Form langgestreckter, in der Mitte ausgebauchter Cylinder besitzen, in ihren verschiedenen Abschnitten aber ungleich beschaffenes Protoplasma enthalten. Am Kopf- und Fufsende der Zellen klar und durchsichtig, so dafs es bisher der Beobachtung entging, erscheint es in der ausgebauchten zugleich den grofsen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen einschliefsenden Zellmitte durch grobe Körnelung stark getrübt. Der von Deiters gesehene obere und untere Fortsatz des Zellkörpers gehört dagegen einem soliden glänzenden Faden (*f* Fig. 100, 102 *a*) an, welcher den ganzen Zellleib von dem in die Netzmembran eingefügten Kopfende bis zu dem der Grundmembran aufsitzenden Fufsende durchzieht und folglich in seinem ganzen Verlaufe von bald durchsichtig klarem, bald körnig getrübtem Protoplasma umhüllt wird.

Fig. 102.



Wie grofse Unterschiede aber auch nach dem Gesagten in dem histologischen Verhalten der äufseren und der inneren Cortischen Zellen bestehen, in einem wesentlichen Punkte gleichen sich beide auf das vollkommenste: beide sind an ihrer freien Basis mit glashellen kurzen Stäbchen besetzt. Den ersten Schritt zur Entdeckung derselben hat Deiters gethan, als er an den Stellen, wo die Basen der Cortischen Zellen der Netzmembran eingefügt sind, halbmondförmige Reihen feiner Wimperhärchen beschrieb. Erst Koelliker glückte es, letztere als Anhänge der Zellen selbst zu erkennen und damit auch in der Schnecke die Anwesenheit von Haarzellen sicherzustellen. In Fig. 101 *äh* erscheinen die Deitersschen Wimperkreise von oben gesehen als Bogen dunkler Punkte.

Die hohe physiologische Bedeutung der Cortischen Zellen und ihres aus unbeweglichen Stäbchen gebildeten Aufsatzes leuchtet sofort ein, wenn wir an die verwandten Gebilde auf den *maculae* und *cristae acusticae* und die innige Beziehung derselben zu den Achsencylindern der zu ihnen emporsteigenden Nervenfasern erinnern. Denn man darf hiernach auch in den Härchen tragenden Cortischen Zellen die nervösen Endapparate des Cochlearnerven vermuten. Entscheidende Beobachtungen, welche diese Vermutung bestätigen, sind allerdings noch nicht zu verzeichnen; über das

erhältnis der äufseren CORTIschen Zellen zu den nervösen Endfäserchen fehlt ur Zeit jedes thatsächliche Material, und über dasjenige der inneren Haarzellen indet sich nur die isoliert gebliebene Angabe LAVDOWSKIS, dafs ihre Körper eitlich je eine Achsenfibrille empfangen (Fig. 102, *ih*). Die Zahl der inreihigen inneren Haarzellen wäre nach RETZIUS[1] beim Menschen auf 3500, der drei- bis vierreihigen äufseren auf 12000 zu schätzen. Was den gröberen Verlauf des Schneckennerven anbelangt, so liegt der Hauptstamm in der Achse, dem Modiolus der Schnecke. Die von ihm abtretenden Faserbündel dringen in die anastomosierenden Spalten der *lamina ossea* längs des ganzen Verlaufes derselben ein und bilden darin einen dichten Plexus, welcher gegen den Aufsenrand der knöchernen Leiste verläuft. Unweit dieses Randes findet sich in den Verlauf der Faserbündel eingeschaltet eine mehrfache Reihe dichtgedrängter kleiner bipolarer Ganglienzellen, *habenula ganglionaris* oder *ganglion spirale* (*g. sp.* Fig. 99), von denen wahrscheinlich je eine von einer Primitivfaser des Nerven durchsetzt wird. Jenseits dieses Ganglions verlaufen die Nervenbündel, anfangs noch netzförmig durchflochten, dann parallel bis zum Rande der *lamina ossea* fort, treten, wie KOELLIKER zuerst entdeckt hat, durch die Löcher der *habenula perforata* in den *canalis cochlearis* ein und erscheinen nun als feinste, variköse, marklose Fäserchen (Achsenfibrillen), wie die äufsersten Enden der Vorhofsnerven im Epithel der *crista acustica* oder der Geruchsnerven in der Nasenschleimhaut. Ein Teil derselben begibt sich unmittelbar aufwärts, zwischen die inneren CORTIschen Zellen und die sie umgebenden Stützzellen, ein andrer vereinigt sich in losen Bündeln zu einem spiralen, den Schneckenwindungen folgenden Zuge, dem äufseren Spiralfaserbündel (*n* Fig. 100). Von letzterem treten Fäserchen durch die Spalten zwischen den äufseren CORTIschen Pfeilern in den Schneckentunnel über und bilden hier neben den Fufsenden derselben einen zweiten kompakten spiralen Zug, den spiralen Tunnelfaserzug, (n_2 Fig. 100) welcher seinerseits fort und fort feinere Bündelchen in radialer Richtung (*nr* Fig. 100) abgibt. Letztere durchsetzen quer den Tunnelraum (*t* Fig. 100) und gelangen durch die Lücken zwischen den äufseren CORTIschen Pfeilern zu den äufseren CORTIschen Haarzellen, wo sie wiederum spirale Verlaufsrichtung annehmen, um in drei Gruppen gesondert als sogenannte äufsere Spiralnerven zwischen den äufseren CORTIschen Zellen entlang zu ziehen. Wie bereits erwähnt, ist ihr endlicher Verbleib unbekannt. Ebensowenig ist etwas Bestimmtes über die Bedeutung gewisser Elemente (Kapseln) auszusagen, welche sich nach HENSEN in den oberen Enden der äufseren CORTIschen Zellen regelmäfsig vorfinden (*c* Fig. 100, 102).

Der äufserste Teil der häutigen Zone schliefslich, welcher an die *habenula tecta* nach aufsen angrenzt, die *zona pectinata*, bietet nur insofern ein Interesse, als die in ihr enthaltenen, wie Saiten ausgespannten feinen Fasern in ebenso viel Gruppen, als CORTIsche Bögen existieren, zerfallen (LAVDOWSKY). Sie setzt sich mit einem im Querschnitt dreieckig erscheinenden, verbreiterten Saum (*ligamentum spirale*, *Lg. sp.* Fig 99) an die äufsere Schneckenwand an und trägt auf ihrer Oberseite ein Lager ähnlicher grofser Epithelialzellen *v*, wie sie sich nach einwärts von den CORTIschen Bögen im *sulcus spiralis* vorfinden. Die Kittsubstanz dieser Zellen ist es, an welche sich der Aufsenrand der *lamina reticularis* anheftet.

PHYSIOLOGISCHE AKUSTIK.

§ 98.

Allgemeines. Der Hörnerv schickt seine peripherischen Enden, wie die Anatomie lehrt, nicht an die äufsere Körperober-

[1] RETZIUS, *Das Gehörorgan etc.* Bd. II. p. 354 u. 367.

fläche, an welcher er in direktem Verkehr mit den schallleitenden Medien der Aufsenwelt stände, sondern er endigt tief im Innern der Schädelknochen, abgeschlossen gegen jede unmittelbare Berührung der Luft, welche hauptsächlich die Trägerin der zur Perception kommenden Schallschwingungen ist. Jede Schallwelle mufs daher, um an die Hörnervenenden heranzutreten, an Teile des Organismus übergehen und in diesen zum Nerven sich fortpflanzen. Den gewöhnlichen, lediglich zur Schallleitung bestimmten Weg bildet ein kompliziertes System von festen, zum Teil membranösen, zum Teil knorpeligen oder knöchernen Apparaten und von Flüssigkeiten, welches zwischen Nervenenden und Luft eingeschoben ist. Die Verdichtungswelle, als welche der Schall in der Luft fortschreitet, löst in diesem System eine Reihenfolge verschiedener Bewegungs-(Wellen-)Formen in Trommelfell, Gehörknöchelchen und Labyrinthwasser aus. Die letzte Form, welche als Wasserwelle im Labyrinth fortschreitet, trifft unmittelbar die nerventragenden Membranen des Vorhofes und der Ampullen sowie die Enden des Schneckennerven in der *scala media*. Dieser hauptsächliche Weg des Schalles, dessen Eingang das äufsere Ohr bildet, ist indessen nicht der einzige, auf welchem Schallwellen zum Gehörnerven geleitet werden können. Die Luftwelle trifft an der ganzen Körperoberfläche auf elastische Teile, welche sämtlich in gröfserem oder geringerem Mafse zur Fortpflanzung des Schalles befähigt sind und sämtlich in mittelbarer Kontinuität mit den Trägern des Gehörnerven stehen; wenn hieraus von vornherein die Möglichkeit der Zuleitung des Schalles zum Acusticus von der ganzen Körperoberfläche aus folgt, so ist doch ebenso klar und leicht zu beweisen, dafs selbst die stärksten Luftwellen, z. B. von der Haut der Extremitäten aus, den Gehörnerven nicht erreichen werden. Als ganz besonders geeignet zur unmittelbaren Zutragung von Schallwellen zum Nerven erscheinen dagegen die Kopfknochen; allein sicher scheint uns auf diesen Schallleitungsweg früher von den Physiologen zu grofser Wert gelegt worden zu sein. Dafs Luftwellen schwieriger und in viel geringerer Intensität durch die Knochen zum Hörnerven gelangen, als durch äufseres Ohr, Trommelfell, Gehörknöchelchen und Labyrinthwasser, ist aufser allem Zweifel: ob einzelne Teile der Kopfknochen durch Resonanz die auf letzterem Wege fortgepflanzten Bewegungen verstärken, ist eine andre Frage, die wir unten erörtern werden. Dagegen hat man meist als ausgemacht betrachtet, dafs Schallschwingungen fester Körper intensiver zum Hörnerven gelangen, wenn man die schwingenden Körper in direkte Verbindung mit den Schädelknochen bringe, als wenn man sie ihre Schwingungen erst an die Luft abgeben und die Luftwellen auf dem gewöhnlichen Leitungswege zum Nerven dringen lasse. Aber abgesehen davon, dafs beim Menschen nur in sehr wenigen Fällen Gehörsempfindungen durch feste Körper ohne Dazwischenkunft von Luftwellen zustande kommen, ist sogar

hr als zweifelhaft, ob selbst unter ersteren Bedingungen die
itung durch die Kopfknochen jene durch die Luft, Trommelfell,
hörknöchelchen u. s. w. übertrifft. RINNE[1] führt dagegen folgen-
n Versuch an: stemmt man eine durch Anschlagen in tönende
hwingungen versetzte Stimmgabel gegen die oberen Schneidezähne,
hört man den Ton infolge der direkten Leitung des Schalles
rch die Kopfknochen sehr stark; man erhält sie jetzt aber in
eser Lage, bis der Ton eben unhörbar geworden ist, und bringt
an sie dann vor das äuſsere Ohr, so wird der Ton wieder mit
oſser Intensität und noch längere Zeit fort vernommen. Es ist
es ein überzeugender Beweis, daſs die Schwingungen eines festen
örpers auf dem normalen Leitungswege unter Vermittelung von
uftwellen in gröſserer Intensität als bei direkter Abgabe an die
hädelknochen zum Nerven gelangen. Für den Menschen und
ahrscheinlich wohl überhaupt für die in der Luft lebenden Tier-
ten wird mithin dem letzteren Leitungswege nur die Bedeutung
ner zufälligen, gewissermaſsen überflüssigen Beigabe zuzuerkennen
in. Anders liegen die Dinge natürlich bei Wassertieren, wo um-
kehrt der Übergang einer Wasserwelle auf die Schädelknochen
nd durch diese direkt auf die Nervenenden den normalen Leitungs-
eg darstellt.

Wir betrachten im folgenden die Funktionen jenes kompli-
erten Systems schallleitender Vorbaue vom äuſseren Ohr bis zum
abyrinth, indem wir die Schallwellen auf ihrem Wege bis zum
ehörnerven zu verfolgen, die Bewegungsformen, unter welchen sie
den einzelnen Gliedern des Systems sich fortpflanzen, physikalisch
bestimmen suchen.

ÄUSSERE SCHALLLEITUNGSAPPARATE DES GEHÖRGANGS.

§ 99.

Das äuſsere Ohr, eine mit unregelmäſsigen Leisten und
orsprüngen versehene, von der Cutis überzogene Knorpelplatte,
mgibt in trichterförmiger Biegung den Rand des äuſseren Gehör-
nges. Seine Winkelstellung zu letzterem kann bei der Mehrzahl
r Menschen in irgend erheblichem Grade nur durch äuſsere Hilfs-
ittel verändert werden. Die schwachen Muskeln, welche, von den
nachbarten Teilen der Schädelknochen entspringend, sich an seine
orpelige Grundmasse anheften und ihrem Verlaufe nach wohl als
ck- und Vorwärtsdreher und als Heber des äuſseren Ohres dienen
nnten, sind in der Regel viel zu wenig entwickelt, um einer
nhaften Wirkung fähig zu sein, und gewöhnlich auch jedem
ekten Willenseinflusse entzogen. Nur bei Tieren treffen wir zum

[1] RINNE, a. a. O. p. 72. — Neu bestätigt durch HESSLER, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1881. XVIII. p. 227.

Teil eine sehr grofse freie Beweglichkeit des äufseren Ohres a deren Zweck wir sogleich kennen lernen werden.

Die akustischen Dienste des äufseren Ohres sind durcha nicht so klar ermittelt, als man von vornherein erwarten sollt der richtige allgemeine Ausdruck: es dient das Ohr zum Auffange der Schallwellen, bedarf einer näheren physikalischen Erörterung de Art und Weise, in welcher die Luftwellen aufgefangen und de inneren Schallleitungsapparaten zugeführt werden. Dafs die Ohr muschel zum Hören nicht unbedingt notwendig ist, Tonempfindunge durch Luftwellen auch bei fehlender Ohrmuschel zustande kommen oft sogar dieser Mangel keine erhebliche Beeinträchtigung der Schärfe des Gehörs mit sich bringt, ist eine alte durch Versuche bestätigte Erfahrung. Harless[1] setzte in den äufseren Gehörgang ein kurzes Glasröhrchen von gleicher Weite und umgab dasselbe bis zu vorderen Öffnung mit einem Teige, welcher die ganze Ohrmuschel einhüllte und selbst infolge seiner physikalischen Beschaffenheit zur Schallleitung wenig tauglich war; dennoch trat keine merkliche Verminderung der Schärfe des Gehöres ein. Das Ticken einer Uh wurde noch aus derselben Entfernung deutlich vernommen, wie be freiem Ohr, auch wenn die Mündung des Röhrchens der Schallquell nicht direkt zugekehrt war. Diese Beobachtung nimmt indesse dem äufseren Ohr keineswegs alle Bedeutung als akustischer Apparat um so weniger, als andre Beobachter im Gegenteil eine merklich Schwächung des Gehörs bei gleicher Ausfüllung der Ohrmuschel ge funden haben.[2] Es ist ein doppeltes Verhalten des äufseren Ohres gege die ankommenden Luftwellen möglich: erstens ist zu untersuchen wie weit die Wellen seiner Substanz selbst sich mitteilen, durc Schwingungen seiner Wände auf die Wände des Gehörgangs und das Trommelfell übertragen werden; zweitens, wie weit di Ohrmuschel als Reflektor dient, indem sie die Schallwellen, welch ihre Fläche treffen, nach der Luftsäule des Gehörganges zurückwirft Während man früher geneigt war, die Reflexion als alleinige ode vornehmste Bestimmung der Ohrmuschel zu betrachten, sucht ma jetzt umgekehrt in derselben beim Menschen nur einen als feste Leiter dienenden Apparat und sieht die Reflexion, die nur in ge ringem Mafse stattfindet, als eine untergeordnete Nebenleistung an

Nach bekannten physikalischen Gesetzen mufs der steife elastische, frei ausgespannte Ohrknorpel ziemlich leicht Schallwelle der Luft aufnehmen und fortpflanzen, während er gleichzeitig die selben teilweise zurückwirft. Die flache Ohrmuschel stellt, abgesehe von ihren Erhabenheiten und Vertiefungen, eine Platte dar; e gelten daher in betreff der Fortpflanzung des Schalles die für Platte

---

[1] Harless, a. a. O. p. 350.

[2] Esser, *Annales des sciences naturelles*. 1832. T. XXVI. p. 8. — Schneider, *Die Ohr muschel und ihre Bedeutung beim Gehör*. Dissert. Marburg 1855. — Rinne, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R 1865. Bd. XXIV. p. 12. — Politzer, *Wien. med. Wochenschr.* 1871. p. 499.

mittelten Gesetze. Ein Stofs, welcher gegen die Fläche einer latte trifft, pflanzt sich nach allen Seiten in der Richtung dieser läche fort. Die Schwingungen der einzelnen Teilchen der Platte ind am stärksten, wenn der Stofs, also die Luftwelle, senkrecht uf die Platte trifft. Es geht hieraus hervor, dafs die Schwingungen, n welche die Luftwellen unsre Ohrplatte versetzen können, ihren Verlauf sämtlich nach der Wurzel derselben, dem Anfange des Gehörganges, nehmen werden, dafs eine Luftwelle ferner mit um so gröfserer Stärke auf diesem Wege die Wände des Gehörganges erreichen wird, d. h. dafs die Exkursionen der schwingenden Teilchen der Ohrplatte um so erheblicher sein werden, je mehr das Auftreffen der Welle in senkrechter Richtung erfolgt. Nun ist das Ohr zwar keine ebene Platte, kann daher von einem Wellenzuge nie in seiner ganzen Ausdehnung senkrecht getroffen werden; allein eben die mannigfachen komplizierten Erhebungen und Vertiefungen seiner Oberfläche machen es möglich, dafs jede Luftwelle, welche überhaupt diese Fläche erreicht, sie mag kommen aus welcher Richtung sie will, doch wenigstens einen kleineren oder gröfseren Teil der Fläche in senkrechter oder nahezu senkrechter Richtung trifft und diesem sich in möglichst ungeschwächter Intensität mitteilt. Der günstigste Fall für die Fortpflanzung des Schalles wird daher eintreten, wenn das Ohr mit der Ebene, in welcher die meisten Teile seiner Fläche liegen, senkrecht gegen die Schallquelle gerichtet ist. Diese Ebene direkt zu bestimmen, ist eine schwierige Aufgabe. Ebenso schwierig ist es, die Wege der von einer so unebenen Fläche reflektierten Schallwellen bei allen möglichen verschiedenen Richtungen der ankommenden Wellen direkt zu bestimmen, und doch läfst sich nur durch eine solche Untersuchung ermitteln, wie weit das Ohr als Reflektor der Schallwellen akustische Dienste leistet. Ältere Physiologen, insbesondere BOERHAVE[1], glaubten aus einer oberflächlichen Analyse der Art schliefsen zu dürfen, dafs die Ohrmuschel alle sie treffenden Schallwellen in solcher Richtung reflektierte, dafs dieselben in den äufseren Gehörgang eingeworfen würden. ESSER[2] hat dagegen durch ein sorgfältiges Studium an Wachsmodellen des Ohres bestimmt nachgewiesen, dafs bei allen möglichen Einfallswinkeln der Schallwellen doch immer nur ein sehr geringer Teil derselben dem Gehörgang zugeworfen werden kann, dafs es nur wenige Punkte an der Ohrmuschel gibt, von welchen aus eine Schallwelle diese Direktion erhalten kann. Selbst eine doppelte Reflexion von der Muschel nach dem Tragus und von diesem in den Gehörgang ist nur in so beschränktem Mafse möglich, dafs der einst so hoch geschätzte Nutzen der Ohrmuschel als Reflektor jetzt auf einen unbedeutenden Wert reduziert ist.[3] BUCHANAN[4] hat zu

[1] BOERHAVE, *Praelect. academ.* Bd. III. p. 184.
[2] ESSER, a. a. O.
[3] Vgl. MACH, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1875. N. F. Bd. III. p. 72.
[4] BUCHANAN, *Physiol. illustrat. of the org. of hearing.* London 1828. p. 78. — MECKELS *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1828. p. 489.

ermitteln gesucht, in wie weit die Gröſse des Winkels, welchen die Ohrmuschel mit der Fläche der *pars mastoidea* des Felsenbeines bildet, von Einfluſs auf die Gehörsperception sei, und will einen günstigsten Fall für die Schärfe derselben in einer Winkelgröſse von 40° gefunden haben, während eine beträchtliche Abstumpfung des Gehörs eintreten soll, wenn der fragliche Winkel weniger als 15° beträgt.

So allgemein gefaſst müssen diese Angaben wohl als unrichtig bezeichnet werden, da offenbar von einem für sämtliche Schallrichtungen gleich günstigen Winkel niemals die Rede sein kann. Im ganzen zutreffend dürften sie sich dagegen für alle von der Stirnseite her an beide Ohrmuscheln herantretenden Luftwellen erweisen. Denn zweifellos gewinnen in dem gedachten Falle unsre Gehörswahrnehmungen an Schärfe, wenn wir mit den Händen die Ohrmuscheln nach vorn biegen und ihren Anheftungswinkel an das Hinterhaupt somit vergröſsern. Schwerhörige bedienen sich daher auch dieses durch die alltägliche Erfahrung gelehrten Kunstgriffes zur Verbesserung ihres Hörvermögens fast regelmäſsig und suchen seine Wirksamkeit dadurch noch zu steigern, daſs sie die Fläche der Ohrmuschel durch Anlegen der muschelförmig gekrümmten Hohlhände verbreitern. Im Sinne unsrer früher begründeten Anschauung werden wir diese Thatsache nicht etwa mit Buchanan darauf zu beziehen haben, daſs die Vorwärtsbiegung des äuſseren Ohres unter Umständen eine verstärkte Reflexion der Schallwellen zum Gehörgange bewirkt, sondern dahin deuten müssen, daſs die gerade von vorn zum äuſseren Ohre gelangenden Schallwellen eine gröſsere Zahl von Oberflächenpunkten scheitelrecht treffen und folglich in kräftigere Mitschwingung versetzen, wenn der hintere Ansatzwinkel desselben künstlich vergröſsert, als wenn er in seinen normalen Verhältnissen belassen wird. Das gleiche Ziel erreicht das leicht bewegliche Ohr der Tiere, wenn es mit seiner Öffnung dem Schalle entgegengekehrt wird.

Beim Horchen, wobei wir eine möglichst intensive Wahrnehmung einer gewissen Schallbewegung beabsichtigen, pflegen wir uns nur eines Ohres zu bedienen und dieses in die zur Perception günstigsten Verhältnisse zu bringen, was für beide zugleich unmöglich ist. Zu diesem Behufe stellen wir die Achse eines Gehörganges möglichst in die Richtung der Schallwellen, so daſs ein möglichst groſser Teil derselben direkt in den Gehörgang und zum Trommelfell gelangt, gleichzeitig steht dabei die Ohrmuschel bei mittlerem Anheftungswinkel zu den Schallwellen in günstigster Richtung, d. h. mit vielen Teilen senkrecht gegen dieselben.

Harless[1] macht darauf aufmerksam, daſs die Reflexion der Schallwellen von den unebenen Wänden der Ohrmuschel noch auf andrem Wege, als durch

[1] Harless, a. a. O. p. 368. — Vgl. dagegen Rinne, *Ztschr. f. rat. Med.* 1865. III. R. Bd. XXIV. p. 12.

Lenkung derselben nach dem Gehörgange, eine Verstärkung der Wahrnehmung herbeiführen könne. Jede das Ohr treffende Luftwelle von beliebiger Richtung mufs von einer so unebenen Fläche in den mannigfaltigsten Richtungen reflektiert werden, die reflektierten Wellen müssen sich häufig durchkreuzen und demnach, wo Thal und Thal, Berg und Berg der Wellen aufeinanderfallen, verstärken. Diese Durchkreuzung und Verstärkung der reflektierten Wellen kann indessen nur dann für die Gehörswahrnehmung von Nutzen sein, wenn eben diese Wellen auf irgend eine Weise den schallleitenden Apparaten mitgeteilt werden können, was aber, wie erwähnt, nur in geringem Grade der Fall ist.

Die geringe Präzision, welche unserm Wissen hinsichtlich der Bedeutung des ersten Schallleitungsapparates, der Ohrmuschel, trotz ihrer Gröfse und Zugänglichkeit innewohnt, wiederholt sich auch hinsichtlich derjenigen des zweiten, des äufseren Gehörganges. Bekannt ist uns im wesentlichen nur, dafs Verschlufs der äufseren Ohröffnung die Wahrnehmung der aus der Atmosphäre an uns herantretenden Schallreize erheblich schwächt, und wir haben daraus zu folgern, dafs der äufsere Gehörgang vermöge seines Luftgehaltes die atmosphärischen Schallwellen, also einerseits die unmittelbar von der Schallquelle herkommenden, anderseits die geringe Menge der von der Ohrmuschel reflektierten dem über seine innere Endöffnung ausgespannten Trommelfell zuleitet. Dafs beide Wellenkategorien auf ihrem Wege dahin, wie in einem Hörrohre, mannigfache Reflexionen an den Wänden des gekrümmten, an verschiedenen Stellen verschieden weiten Kanals erleiden und sich deshalb vielfach durchkreuzen werden, ist mit Bestimmtheit anzunehmen; sicherlich dürfte kaum eine einzige Luftwelle von aufsen direkt zum Trommelfelle gelangen, ohne auf eine Stelle der Kanalwandung zu stofsen und reflektiert zu werden. Aufserdem läfst sich noch mit Grund voraussetzen, dafs auch die knorpeligen und knöchernen Wandungen des äufseren Gehörganges an der Schallleitung beteiligt sein müssen, insofern es sich um die Fortpflanzung von Schallschwingungen handelt, welche in die Substanz der knorpeligen Ohrplatte und der Kopfknochen übergegangen sind.

Einen unerwarteten, zuerst von Weber und Wheatstone[1] beschriebenen Effekt hat der Verschlufs des äufseren Gehörganges auf die Wahrnehmbarkeit aller derjenigen Töne und Geräusche, welche den inneren Gehörorganen ganz oder wenigstens zum grofsen Teile durch Kopfleitung übermittelt werden. Das Summen, welches wir mit unsern eignen Stimmwerkzeugen hervorbringen, oder die Töne oszillierender Stimmgabeln, welche zwischen den Zähnen festgehalten werden, hören wir nach Verstopfung eines Gehörganges am intensivsten auf dem verstopften Ohre, und auf beiden verstopften Ohren deutlicher, als wenn beide offen sind. Gegen die nahe liegende Deutung, dafs dieses Anschwellen der Tonstärke auf Resonanz beruhe, hat sich Harless[2] ausgesprochen. Er glaubte, dafs die Verstärkung nur eine scheinbare wäre, und verwies die ganze Erscheinung in das Gebiet der Urteilstäuschungen. Wir wüfsten, meinte er, dafs beim ge-

---

[1] E. H. Weber, *Annot. anat. et phys.* 1827. p. 27, u. Wheatstone, *Quarterly Journ. of Science.* N. Ser. 1827.

[2] Harless, a. a. O. p. 329.

wöhnlichen Hören die Lufttöne im verstopften Ohre schwächer vernommen würden; hörten wir nun bei verstopftem Ohre einen Ton ebenso intensiv als bei offenem, so hielten wir den ersteren für intensiver, weil wir unbewufst die für Lufttöne gewonnene Erfahrung auch auf die durch Knochen geleiteten Töne übertrügen und daher nach Verstopfung des Ohres eine Schwächung derselben erwarteten. Diese HARLESssche Hypothese wird jedoch widerlegt durch einen von RINNE[1] angegebenen Versuch. Hält man eine oszillierende Stimmgabel gegen die oberen Schneidezähne, bis der Ton eben unhörbar geworden ist, so wird er in dem Moment von neuem deutlich hörbar, wo wir den Gehörgang verstopfen. Hier kann an eine Urteilstäuschung nicht gedacht werden; die Verstärkung des Tones durch Einschliefsung der Luftsäule im Gehörgange mufs, da ein verschwundener Ton wieder hörbar wird, eine wirkliche sein. In welcher Weise diese Resonanz zustande kommt, läfst sich nicht genau angeben. Undenkbar wäre nicht, dafs Schwingungen des Trommelfells, welche auf die Luft des äufseren Gehörgangs übergegangen sind, hierbei eine wesentliche Rolle spielten. Bei geöffnetem Gehörgange, wo ihrem Austritte aus demselben zur Atmosphäre kein Hindernis entgegensteht, wird ihre lebendige Kraft dem schallleitenden Apparat fortwährend zu einem nicht unbeträchtlichen Anteile entzogen (MACH[2]), bei geschlossenem werden sie ihre Bewegung zum Teil an die Wandungen des Kanals, zum Teil an die verschliefsenden Objekte, die Hand oder den vorgebogenen Finger, abgeben, gelangen so aufs neue zu ihrem Ausgangspunkte, dem Trommelfelle, zurück, summieren sich hier mit den demselben anderweitig fort und fort zugehenden Bewegungsimpulsen und vergröfsern damit notwendig den durch die Schwingungen des Trommelfells vermittelten Gehöreffekt.[3] Ob diese Erklärung der WEBER-WHEATSTONEschen Beobachtung bei genauerer Analyse der letzteren Stich hält, mufs dahingestellt bleiben; die Voraussetzung jedoch, von welcher sie ausgeht, dafs Schallbewegungen, welche den Gehörorganen durch die Kopfknochen zugeleitet werden, durch das Trommelfell der Luft des äufseren Gehörganges mitgeteilt werden, ist durch einen von E. BERTHOLD[4] ersonnenen Versuch leicht zu erbringen. Man führt ein nicht zu enges Glasrohr mit dem einen offenen Ende luftdicht in den äufseren Gehörgang ein. Das andre frei hervorragende Ende ist in einiger Entfernung von der Ohrmuschel mit einem ebenfalls offenen horizontalen Ansatzrohre versehen, welches mit der Gasleitung in Verbindung zu setzen ist, biegt sich vertikal aufwärts und läuft in eine fein ausgezogene Spitze aus. Nach Entzündung des aus letzterer strömenden Gases hat man die hierbei entstehende schmale Spitzflamme in einem rotierenden Spiegel zu betrachten, wo ihr Bild als breites leuchtendes Band mit vollkommen glatten Rändern zur Erscheinung gelangt. Nimmt man alsdann eine hörbar tönende Stimmgabel zwischen die Zähne oder summt mit leiser Stimme, so erblickt man anstatt des früheren glattrandigen Lichtstreifens eine breite Wellenlinie, deren aufeinander folgende Wellenberge ihrer Zahl nach genau den Schwingungszahlen der gerade benutzten Tonquellen entsprechen, ein klarer Beweis, dafs die in dem äufseren Gehörgange eingeschlossene Gasmasse in Mitschwingung versetzt worden ist. Hat man vor Einführung der Glasröhre in den Gehörgang die innere Öffnung der ersteren durch einen Pfropf geschlossen oder auch den Gehörgang mit Wasser angefüllt, so verursacht weder die eigne Stimme noch die oszillierende Stimmgabel irgend welche Vibrationen der Flamme, zum Zeichen, dafs die im vorangegangenen Experimente gesehenen nicht durch dem Glasrohr übertragene Schwingungen der festen Wandungen des Gehörkanals, sondern durch die Schwingungen des Trommelfelles erzeugt worden waren.

---

[1] RINNE, a. a. O. p. 114.

[2] E. MACH, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1863. Bd. XLVIII. p. 283, u. ebenda. 1864. Bd. L. p. 342.

[3] Vgl. POLITZER, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1864. Bd. I. p. 54 u. 318.

[4] E. BERTHOLD, *Monatsschr. f. Ohrenheilk.* 1872. No. 3.

Eine genauere physikalische Zergliederung des Verhaltens der Schallwellen im Gehörgange ist zur Zeit noch nicht möglich; wir sind nicht imstande, den Einfluſs der verschiedenen Krümmungen, der veränderlichen Weite genau zu berechnen. Die verschiedene Länge des Kanals, die anfängliche organische Verlötung seiner Wandungen bei Neugeborenen, die Kürze bei Kindern sind entschieden von Einfluſs auf die Intensität, mit welcher die Schallwellen die Trommelfellmembran erreichen; ob die Kürze dieses Kanals die relative Schwerhörigkeit von Kindern auch nur mitbedingt, muſs jedoch als höchst fraglich bezeichnet werden.

Im Normalzustande wird die innere Oberfläche des Gehörganges von dem sogenannten Ohrenschmalz, dem gemischten Sekret der Schweiſsdrüsen und Talgdrüsen dieser Hautpartie überzogen. Ob dieses Sekret für das Hören überhaupt einen Nutzen und welchen es haben möge, ist trotz mannigfacher Hypothesen durchaus noch unentschieden. Die ärztliche Erfahrung, daſs bei völlig mangelnder Absonderung Schwerhörigkeit und zuweilen ein Brausen eintritt, welches durch Bestreichen der Oberfläche mit Öl gemindert wird, hat zu der Vermutung geführt, daſs der Schmalz vielleicht ein störendes Mitschwingen der Wände des Ganges und die Entstehung jenes Brausens, welches die Luft z. B. beim Einströmen in eine Muschel erzeugt, verhüte.

Gegen diese von Linke[1] aufgestellte Hypothese wendet Harless[2] ein, daſs ein vor das Ohr gehaltenes Kelchglas das Brausen auch dann noch hören lasse, wenn man seine Wände mit zerlassener Butter überzogen habe.

Den wichtigsten und letzten Abschnitt des äuſseren Schallleitungsapparates bildet das Trommelfell, eine gespannte elliptische Membran, welche ringsum mit ihrem Rande angewachsen das knöcherne Ende des äuſseren Gehörganges überzieht und eine ziemlich feste Scheidewand zwischen diesem und der Paukenhöhle herstellt.

Die eigentliche Trommelfellmembran ist eine fibröse, aus äuſseren Radial- und inneren Zirkularfasern zusammengesetzte Haut, welche mit dem Periost des äuſseren Gehörganges und der Paukenhöhle zusammenhängt, auf ihrer Auſsenseite von einer zarten Epidermisschicht, auf der Innenseite von einer dünnen Forsetzung der Schleimhaut der Paukenhöhle mit einfachem Pflasterepithel überzogen ist. Die Ebene des Trommelfells liegt weder zur Achse des Gehörganges, noch zur senkrechten (von vorn nach hinten gehenden) Halbierungsebene des Kopfes senkrecht. Mit der Achse des Gehörganges bildet es bei Erwachsenen einen Winkel von 75—80°, so daſs seine äuſsere Fläche schräg nach abwärts gegen den Boden des Kanals und zugleich etwas nach vorn sieht. Bei Kindern ist seine Neigung noch beträchtlicher; doch findet man es auch bei Erwachsenen häufig fast ganz horizontal gelagert. Das Trommelfell hat keine ebene, sondern eine krumme, mit der Konvexität dem äuſseren Gehörgange zugewandte Fläche. Nahe dem Zentrum wird es durch den zwischen seine Platten von oben her eingeschobenen Hammergriff einwärts nach der Trommelhöhle zu gezogen und dadurch im ganzen gespannt. Von

[1] Linke, *Handb. d. theoret. u. pract. Ohrenheilk.* Bd. I. p. 452.
[2] Harless, a. a. O. p. 352.

der Seite des äußeren Gehörganges betrachtet muß es demnach die Erscheinung eines flachen Trichters mit konvex in das Lumen desselben vorspringenden Seitenwandungen darbieten. Sein tiefster von der Ohröffnung am weitesten entfernter Punkt, die Trichterspitze, wird als Umbo, Nabel, bezeichnet.

Die akustische Bestimmung des Trommelfells im allgemeinen liegt klar zutage. Als gespannte Membran hat es die Eigenschaft, mit Leichtigkeit die Schallwellen der Luft aufzunehmen und an feste Körper, welche mit ihm in Verbindung stehen und selbst nur schwierig Luftwellen aufnehmen, abzugeben; es dient daher zur Übertragung der im Gehörgange ankommenden Luftwellen an die Gehörknöchelchen, welche die empfangene Bewegung durch ihre gegliederte Kette hindurch fortpflanzen und unter Mithilfe einer zweiten gespannten Membran später an das Labyrinthwasser abgeben.

Daß gespannte Membranen durch Schallwellen der Luft leicht in Schwingungen geraten, ist eine bekannte physikalische Thatsache und durch einen von SAVART[1] angegebenen Versuch leicht zu beweisen. Hält man vor eine mit Sand oder Bärlappsamen bestreute Membran eine in tönenende Schwingungen versetzte Stimmgabel, so wird der Sand von der Membran abgeworfen. Daß diese durch Luftwellen erzeugten Schwingungen wiederum leicht an feste mit der Membran verbundene Körper übergehen, lehrt ein schöner Versuch von J. MUELLER. Umfaßt man mit der Hand einen Ring, über welchen eine Membran gespannt ist, und nähert man der letzteren eine tönende Stimmgabel, so fühlt man deutlich die Schwingungen, welche dem Ringe mitgeteilt werden; entfernt man die Membran und nähert dann die Stimmgabel in gleicher Weise dem Ringe, so fühlt man dagegen keine Erzitterungen desselben.

Das Trommelfell steht an zwei Stellen mit festen Körpern in Verbindung, an seinem Rande mit den Wänden des knöchernen Gehörganges und durch diese mit den Wänden des Labyrinthes, zweitens durch den eingewachsenen Hammergriff mit den Gehörknöchelchen und durch diese mit dem Labyrinthwasser. Daß es letztere sind, an welche das Trommelfell seine Schwingungen abzugeben bestimmt ist, lehrt die einfache Anschauung des Apparates; die Gehörknöchelchenkette erscheint auf den ersten Blick als bestimmt und besonders geeignet, die Schwingungen des Trommelfells isoliert, da feste Körper ihre Schwingungen schwer an Luft abgeben, durch die mit Luft gefüllte Paukenhöhle hindurch zum Labyrinth und den Nerven desselben fortzupflanzen. Daß die vom Trommelfell auf das Felsenbein übertragenen Schwingungen zum Nerven und somit zur Perception gelangen können, ist unzweifelhaft; es ist indessen diese durch die Elasticität des Knochengewebes bedingte Leitung ebenso als eine zufällige Nebenleitung zu betrachten, wie die Fortpflanzung des Schalls durch die Kopfknochen bei Lufttieren überhaupt.

HARLESS[2] hat zum Beweise für die gute Übertragung der Trommelfellschwingungen auf die Felsenbeinwände folgende Versuche angestellt. Er ließ

[1] SAVART, [illegible] 1824. Bd. XXVI. p. [illegible]
[2] HARLESS, a. a. O. p. [illegible]

er Person von einer dritten durch eine lange in den Gehörgang eingefügte lzröhre leise in das Ohr sprechen und auskultierte mittels eines Stethoskops verschiedenen Teile des Schädels. Er fand, daſs an der ganzen Oberfläche Kopfes deutlich die Stimme aus dem Stethoskop zu kommen schien; am rksten vernahm er sie, wenn er das Stethoskop auf das andre Ohr aufzte. Letzteren Umstand erklärt HARLESS daraus, daſs das andre Ohr gerade der Direktion der primären Schallwellen liegt, und vielleicht die Mitschwinngen des zweiten Trommelfelles eine bessere Übertragung des Schalles an Luft vermitteln. Den Beweis für die gewissermaſsen entgegengesetzte atsache, daſs die durch die Kopfknochen aufgenommenen und geleiteten hallwellen ebenfalls durch Mitwirkung des Trommelfells zur Perception gegen, daſs aber diese Wirksamkeit verloren geht, sobald der äuſsere Gehörng mit Wasser gefüllt wird, hat ED. WEBER[1] durch Versuche geliefert. ergab sich, daſs beim Untertauchen im Wasser das Hören einer im Wasser eugten und durch das Wasser an die Kopfknochen abgegebenen Schallwegung wesentliche Verschiedenheiten zeigt, jenachdem der Gehörgang mit ft oder mit Wasser gefüllt ist, das Trommelfell also mitwirkt oder nicht. ersteren Falle verlegen wir die Schallquelle nach auſsen, objektivieren also Empfindung und unterscheiden die Richtung, aus welcher die Schallwellen mmen, im zweiten Falle erscheint uns der Schall als eine Empfindung im nern des Kopfes, und wir unterscheiden nicht, ob er von rechts oder links mmt. In einem späteren Abschnitte, wo wir die Objektivierung der Gehörspfindung und die Wahrnehmung der Schallwellenrichtung behandeln, kommen r auf diese interessanten Thatsachen zurück.

Von welcher Natur sind die Schwingungen des Trommelfells? rät dasselbe durch die ihm mitgeteilten Schallwellen in Beungswellen (transversale Schwingungen), oder laufen durch seine bstanz nur Verdünnungs- und Verdichtungswellen (longidinale Schwingungen)? In dieser Hinsicht ist wohl als festgestellt zusehen, daſs die von der Luftsäule des äuſseren Gehörganges aufnommenen Verdünnungs- und Verdichtungswellen im Trommelfell, e in allen gespannten Membranen, Beugungswellen hervorrufen, i welchen dasselbe in einer zu seiner Ebene senkrechten Richtung n und her oszilliert. Der Befestigungsweise des Trommelfells geäſs wird hierbei sein Zentrum, der Umbo, die gröſsten Exkursionen chen, während die übrigen Oberflächenpunkte um so geringere geveränderungen erleiden, je näher sie dem Rande liegen, und tzterer selbst endlich wegen seiner knöchernen starren Anheftung völliger Ruhe verharrt. Was diejenigen Schwingungen anbelangt, welche das Trommelfell durch die vom *sulcus tympani* her ihm geführten Schallbewegungen der Kopfknochen geraten kann, so rden diese freilich wohl den Charakter longitudinaler, in der chtung der Trommelfellradien fortschreitender Verdichtungs- und rdünnungswellen tragen, ohne deshalb aber gerade einen andren wegungseffekt als die Luftwellen auszulösen. Denn wenn sich zum einwärts gebogenen Umbo hinziehenden Radien des Trommells abwechselnd verkürzen und verlängern, wie sie es im Falle gitudinaler Schwingungen thun müssten, so wird auch hierdurch

[1] ED. WEBER, *Ber. üb. d. Verhandl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig.* Math.-phys. 1851. Mai 18. p. 29—31.

eine senkrecht zur Trommefellebene gerichtete Pendelbewegung des Umbo, also eine transversale Schwingung desselben, erzeugt werden. Alle diese aus den physikalischen Verhältnissen des Trommelfells gezogenen Schlüsse lassen sich experimentell unschwer bestätigen. Die Beugungswellen, in welche dasselbe direkt durch die Schallbewegungen der Luft versetzt wird, werden auf das deutlichste sichtbar gemacht, wenn man an einem geöffneten Schädel in der oberen Wand des *cavum tympani* einen kleinen gläsernen Gasbrenner luftdicht einkittet, von der *tuba Eustachii* mit Leuchtgas speist und sodann anzündet. Die Erschütterungen des Trommelfells, welche jedesmal bei Angabe irgend eines beliebigen musikalischen Tones im Versuchszimmer entstehen, teilen sich der Gasmasse des *cavum tympani* mit und werden durch entsprechendes Vibrieren des in einem rotierenden Spiegel zu betrachtenden Flammenbildes angezeigt (HENSEN [1]). Sobald man den äufseren Gehörgang fest verschliefst oder mit Wasser anfüllt, verschwinden die Vibrationen. Auf ganz gleichem Wege hat BERTHOLD die Beugungswellen des Trommelfells bei Erregung seiner Thätigkeit durch die Schallwellen der Kopfknochen nachgewiesen (s. o. p. 248).

J. MUELLER [2] hat einst die zeitweilig von den meisten Physiologen angenommene Ansicht ausgesprochen, dafs es von der Stärke des Stofses abhänge, welche Art von Wellen einträte; sei der Stofs der Luftwelle so intensiv, dafs die Exkursionen, in welche die Moleküle des Trommelfells geraten, gröfser sind, als die Dicke des Trommelfells, so entstehen Beugungswellen, bei geringerer Intensität des Stofses dagegen, sobald die Exkursion der Teilchen kleiner als die Dicke der Membran ist, entstehen nur Verdichtungs- und Verdünnungswellen. Letzteren Fall hält J. MUELLER für den normalen, weil nach ungefähren Berechnungen in der Mehrzahl der Fälle die Exkursionsweite der Luftteilchen geringer sein müsse, als der Durchmesser des Trommelfells. Dieser Rechnung liegt das physikalische Gesetz zu Grunde, dafs bei einer nach allen Seiten kugelförmig fortschreitenden Schallwelle die Dicke der Welle zwar beim Fortschreiten in demselben Medium ungeändert bleibt, die Exkursion der schwingenden Teilchen dagegen proportional dem Quadrat der Entfernungen der Teilchen vom schallerzeugenden Zentrum der Kugel abnimmt. Ist also z. B. die Schallquelle in der Luft 10 Fufs vom Trommelfell entfernt, und sind die von ihr ausgehenden Stöfse so beträchtlich, dafs die Luftteilchen in 1 Fufs Entfernung von der Schallquelle eine Exkursion von 1 Zoll machen, so beträgt nach obigem Gesetz die Exkursion der an das Trommelfell grenzenden Teilchen nur noch $^1/_{100}$ Zoll. Diese Schlufsfolgerung J. MUELLERS ist in ihrer Prämisse nicht richtig; die Exkursionsweite der einzelnen Teilchen kann nicht das die Wellenform bestimmende Moment sein. Wäre dies der Fall, so müfste, wie RINNE entgegenhält, eine durch Anschlagen zum Tönen gebrachte Stimmgabel anfangs in Beugungswellen, beim Abklingen dagegen, wenn die Exkursionen geringer als der Durchmesser der Gabel werden, in Verdünnungs- und Verdichtungswellen geraten. Ebenso würde eine gespannte Saite beim schwachen Mitklingen Verdünnungs- und Verdichtungswellen, beim starken Tönen durch Anschlagen oder Streichen Beugungswellen zeigen. Das wesentliche Moment, welches die Wellenform bestimmt, ist entschieden in folgendem zu suchen.

---

[1] V. HENSEN, *Arb. a. d. Kieler physiol. Institut.* 1869. p. 30 in den Experim. Stud. zur Physiol. des Gehörorgans, mit Zusätzen von V. HENSEN, von SCHMIEDEKAM.

[2] J. MUELLER, a. a. O. p. 431.

ropfbarflüssige Körper geraten auch bei der stärksten Exkursion der einzelnen eilchen nicht in Beugungs-, sondern stets in Verdünnungs- und Verdichtungs- ellen, eine an zwei Enden gespannte Saite dagegen stets in Beugungswellen. Varum? Bei einer Flüssigkeit kann jedes einzelne Teilchen in gleicher Veise dem Stofse der antreffenden Welle folgen; die Lage jedes Flüssigkeits- ilchens in jedem Moment wird nur durch sein in diesem Moment stattfin- endes Verhältnis zur Welle bestimmt. Anders verhält es sich bei einer espannten Saite; bei dieser sind nicht alle Teile in gleichen Verhältnissen, icht in gleicher Weise beweglich. Die Fixationspunkte der Saite sind unbe- eglich, je weiter ein Teilchen nach dem Mittelpunkte zwischen beiden be- stigten Enden liegt, desto gröfser ist seine Beweglichkeit. Denken wir uns un eine Welle von der Breite, als die Saite lang ist, und diese Welle gleich- itig alle Teile der Saite in gleicher Stärke stofsend, so werden die mittleren eilchen dem Stofse am besten folgen, die gröfste Exkursion machen, die ächstseitlichen schon in geringerem Grade, und so fort mit gegen die ixationspunkte abnehmender Exkursionsweite. Daraus folgt notwendig, dafs ie Saite, indem sie dem Stofse folgt, eine gebogene Form annimmt, von elcher eben die Bezeichnung der Beugungswellen herrührt. Ganz das- elbe Verhältnis findet sich bei einer gespannten Membran, wie das Trommel- ell ist, bei welcher die Beweglichkeit der Teilchen vom Zentrum nach den xierten Randteilchen in stetiger Progression abnimmt. Die Bewegung jedes eilchens hängt hier nicht allein von seinem Verhältnis zur Welle, sondern uch von dem Grade des Widerstandes, welchen seine durch feste Adhäsion it ihm verbundenen Nachbarn seiner Bewegung entgegensetzen, ab. Dieser Widerstand wächst vom Zentrum nach dem Rande, wie bei der Saite von er Mitte nach den Enden; folglich wird auch bei einer runden Membran die olge des Wellenstofses, der sie in ganzer Breite trifft, eine kuppelförmige Wölbung, eine Beugungswelle sein. Es geht hieraus hervor, dafs die haupt- ächliche Bewegung des Trommelfells, in welche es durch den Stofs der Luft- wellen gerät, wohl jedenfalls eine Beugungswelle ist, und zwar ohne Unter- chied, mag der treffende Stofs stark oder schwach sein, ein schwacher oder tarker Ton gehört werden, die Exkursion der Membranteilchen gröfser oder leiner als die Dicke des Trommelfells sein.

Die Schwingungen des Trommelfells werden modifiziert, je achdem die Spannung desselben zu- oder abnimmt; der Apparat, urch welchen dies ausgeführt wird, und seine Wirksamkeit, sowie ie Lehre von der Resonanz des Trommelfells wird uns später eschäftigen.

SCHALLLEITUNGSAPPARATE DES MITTELOHRS.

§ 100.

Die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambos und Steig- ügel, drei kleine, eigentümlich gestaltete, zu einem gegliederten Sy- tem vereinigte Knöchelchen bilden die Leitungsbrücke für die Schall- ellen von der Trommelfellmembran zum Labyrinthwasser durch die it Luft gefüllte Paukenhöhle hindurch. So klar auch hier diese estimmung der Knöchelchen in die Augen springt, so mannigfache chwierigkeiten stellen sich der näheren Analyse ihrer Funktion ent- egen. Warum diese eigentümliche Form? Warum statt eines nfachen glatten Stäbchens, welches mit einem Ende auf dem

Trommelfell, mit dem andren auf der Membran des ovalen Fen ruht, dieses komplizierte, durch Gelenke verbundene System drei Knöchelchen? Wozu die Einlenkung dieses Systems mit Armen an den gegenüberstehenden Rändern der Trommelfel fassung? Um diese Fragen, soweit es möglich ist, beantworte können, müssen wir zuvor einige anatomische Verhältnisse, die bindung der Knöchelchen, die Beschaffenheit der Gelenke und Mechanik der möglichen Bewegungen in Kürze erörtern.

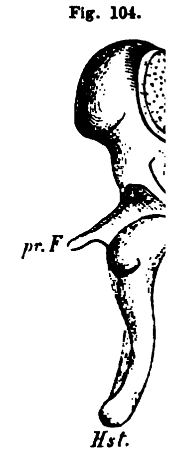
Die Abbildung Fig. 103 stellt zur Erläuterung das Trommelfel linken Ohres von innen senkrecht gegen die Trommelfellfläche gesehen d

Das die Schallwellen vom Trommelfell aufnehmende Knöchelche der Hammer und zwar sein Handgriff *b* (*Hst.* Fig. 104 nach HELMHOLTZ), w zwischen die Platten des Trommelfells eingeschoben vom oberen Rand etwas über das Zentrum herab mit dieser Membran in fester Berührun Der Hals und der schwere kolbige Kopf *d* des Hammers ragen frei oberhalb des oberen Randes des Trommelfells in die Paukenhöhle hinauf; Hals und Handgriff bilden keine gerade Linie, sondern stofsen unter einem stumpfen Winkel aneinander. Vom Halse geht quer nach vorn über und vor dem Trommelfelle vorbei der lange Fortsatz, *processus Folianus*, *c*, des Hammers (*pr. F.* Fig. 105). Bei Kindern setzt sich derselbe als dünne elastische Knochenlamelle bis zur Fissura Glaseri fort, wo er durch derbe Bandmassen an der knöchernen Wand der Paukenhöhle befestigt wird; bei Erwachsenen ist er in der Regel bis auf einen relativ kleinen, dem Hammerhalse aufsitzenden Stumpf geschwunden und letzterer nur durch einen Zug elastischen Fasergewebe *lig. mallei anterius*, dem gleichen Fixationspunkte angeheftet. Dieses Liga welches nach einwärts federt und das Trommelfell mittels des Hamme griffs trichterförmig einwärts spannt, gestattet dem Fortsatz eine beschränkte Drehung um seine Längsachse nach innen; bei dieser Drehung des Fortsatzes beschreiben Handgriff und Kopf des Hammers zwei entgegengesetzte Bogen, der Kopf nach einwärts, der Handgriff nach auswärts oder umgekehrt; der Bewegung des Handgriffs folgt das mit ihm verwachsene Trommelfell, welches also bei der Einwärtsdrehung desselben angespannt, bei der Auswärtsdrehung abgespannt wird.

Fig. 103.



Fig. 104.

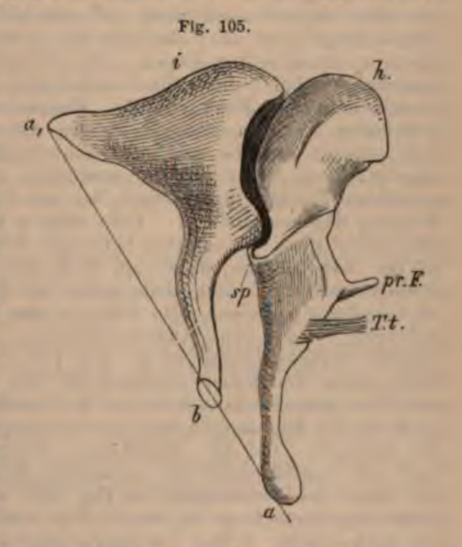


Gesichert wird die eben geschilderte Bewegung des Hammers noch durch ein zweites Ligament, welches der Ansatzstelle des *lig. mallei anterius* gegenüber von einem leistenförmigen Vorsprunge des Hammerhalses (*crista*, Fig. 104 *c*.) seinen Ausgang nimmt, sich mit divergierenden Faserbündeln in breitem Zuge an die gegenüberliegende Schläfenbeinwand ansetzt und namentlich durch einen hintersten straffsten Faserzug, das *lig. mallei posticum* (HELMHOLTZ[1]), die Drehungssachse des Hammers festzustellen vermag. Man ist daher wohl berechtigt, nach dem Vorgange von HELMHOLTZ beide Ligamente, das *lig. mallei posticum* und *anterius*, zusammen mit dem Namen des Hammerachsenbandes zu belegen. Ungeachte straffen Befestigungsweise, welche dieses quer zum Hammerhals verla Achsenband bedingt, besitzt dasselbe jedoch immer noch Dehnl

[1] HELMHOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1868. Bd. I. p. 1.

genug, um der Bewegung des Hammers kleine Abweichungen, wie sie die Verbindung desselben mit den Gehörknöchelchen, ganz besonders mit dem Ambos, hervorbringt, zu ermöglichen. Bevor wir aber hierauf näher eingehen können, ist die Natur des zwischen Hammer und Ambos bestehenden Kontakts näher ins Auge zu fassen. Die aneinander stofsenden Endflächen beider Knöchelchen werden von einer keineswegs sehr straffen Kapsel gemeinschaftlich umhüllt und sind ächte mit einem Knorpelüberzug versehene Gelenkflächen. Die Gelenkfläche des Hammers ist eine Art Sattelfläche von längsovaler Form (s. Fig. 104 *g*), auf welche diejenige des Ambos natürlich genau pafst. Untersucht man die Art der Bewegung, welche das Hammerambosgelenk gestattet, näher, so findet sich, dafs dasselbe nur in äufserst geringem Grade die mit jeder Einwärtsschwingung des Trommelfells verbundene Rotation des Hammerköpfchens begünstigt, da sich die Kante der Ambosfläche, an welcher die gekrümmte Hammerfläche vorbeigleitet, sehr bald gegen den vorspringenden Rand (Fig. 105 *sp* nach Helmholtz) dieses letzteren feststemmt. Anderseits ergibt sich, dafs bei einer nach entgegengesetzter Richtung erfolgenden Trommelfellschwingung die Gelenkflächen beider Knöchelchen wegen der Schlaffheit der Gelenkkapsel um eine relativ nicht unbeträchtliche Distanz voneinander abgehoben werden können. Wenn das Trommelfell also aus seiner normalen Lage nach einwärts gedrängt wird, so wird es diese Bewegung fast gar nicht ohne eine entsprechende Stellungsveränderung des Ambos zu vollziehen imstande sein, d. h. Hammer und Ambos werden sich dem Bewegungsimpulse des Trommelfells gegenüber nicht so verhalten, als ob sie zwei durch ein bewegliches Gelenk verbundene Knochen, sondern als ob sie aus einer einheitlichen soliden Masse geformt wären. Dagegen wird das Trommelfell, wenn es über seine Ruhelage hinaus nach auswärts in den äufseren Gehörgang vorgetrieben wird, zwar den Hammer mitführen, den Ambos aber, soweit es der Spielraum des schlaffen Hammerambosgelenkes erlaubt, in seiner ursprünglichen Lage unbehelligt lassen.

Fig. 105.



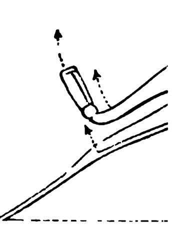
Die feste Verbindung, welche im ersteren Falle Hammer und Ambos eingehen, ist es nun, durch welche die oben erwähnten kleinen Modifikationen der dem Hammer an und für sich zukommenden Drehbewegung bedingt werden. Denn sind beide Knöchelchen erst durch die Sperrvorrichtung ihres Gelenkes in der geschilderten Weise aneinander fixiert, so können sich die noch möglichen Stellungsveränderungen derselben nicht mehr allein nach der Drehungsachse des festgestellten Hammers, sondern müssen sich auch nach derjenigen des Ambos richten. Um diese kennen zu lernen, haben wir uns Gestalt und Lage des letzteren ins Gedächtnis zu rufen. Bekanntlich hat der Ambos ungefähr das Aussehen eines Backzahns mit zwei verschieden langen, ziemlich unter einem rechten Winkel abgehenden Wurzeln. Der kurze Körper umfafst mit seiner gekrümmten Endfläche den Hammerkopf; von den beiden Wurzeln oder Fortsätzen geht der eine, der kurze Fortsatz (*e* Fig. 103) in gleicher Höhe mit dem *processus Folianus* und demselben parallel oberhalb des Trommelfells zur

Wand der Paukenhöhle, um sich dort mit einer sehr unvollkommen ent-
von einigen sogar gänzlich geleugneten Gelenkfläche anzuheften.

Der lange Fortsatz (*f* Fig. 103) verläuft dem Handgriff des
parallel, jedoch etwas weiter nach hinten und innen als dieser, und
seiner linsenförmigen, nach oben umgebogenen Apophyse, dem *ossic*
ticulare Sylvii, welches eine schwach konvexe Gelenkfläche besitzt, (
Gehörknöchelchen, den durch seinen Namen treu charakterisierte
bügel. Derselbe steht beinahe genau vertikal mit nach oben gekeh
platte; seine Form ist keine vollkommen regelmäfsige; der nach hinten
Schenkel ist länger und gebogen, der vordere ist kürzer und geht me
vom Capitulum zur Fufsplatte. Letztere ist bekanntlich in die *fenes*
eingefügt, jedoch nicht fest, sondern durch einen schmalen häutig
welcher zwischen dem Rande der Platte und dem des Fensters ausges
beweglich angeheftet.

Nach der so beschaffenen Lage und Verbindung der Gehörkn
kann der Modus ihrer gemeinschaftlichen Bewegungen kein andrer
der von Ed. Weber angegebene. Hammer und Ambos stellen eine
hebel dar, welcher sich um eine gemeinschaftliche Achse so dreht, als
Knöchelchen ein einziges Knochenstück wären. Diese Achse entspr
nicht genau der oben ermittelten Drehungsachse des Hammers, den
bande, sondern wird durch den nach vorn gehenden *processus Fol*
Hammers einerseits und den nach hinten gehenden kurzen Amb
anderseits gebildet, schneidet, wie Fig. 104 zeigt, den Hammer dic
dem Halse und geht schräg durch den Körper des Ambos. Die Dre
diese Achse geschieht in einer Ebene, welche die Ebene des Tro
rechtwinkelig schneidet, und zwar in der Weise, dafs der Handgriff des
und der lange Ambosfortsatz gemeinschaftlich einen Bogen nach in
Hammerkopf und der oberhalb der Achse liegende Teil des Amb
einen entsprechenden Bogen nach aufsen, oder
umgekehrt bei der Rückwärtsdrehung beschreiben. Dem Handgriff des Hammers mufs
notwendig das Trommelfell in der Art folgen,
dafs ersterer dasselbe bei jeder Einwärtsdrehung
einwärts zieht, den von der *membrana tympani*
gebildeten Trichter also vertieft, bei jeder Zurückdrehung dagegen abflacht. Dem langen Fortsatz
des Ambos mufs der an ihm befestigte Steigbügel
in der Art folgen, dafs sein Fufstritt in der
fenestra ovalis auf- und niedergeht, bei der Einwärtsdrehung gehoben, also tiefer in das Fenster
gedrückt, bei der Auswärtsdrehung gesenkt, also etwas a
Fenster zurückgezogen wird. Fig. 106 verdeutlicht diese Bewegung
stellt einen vertikalen Durchschnitt des Trommelfells mit den Kn
von vorn gesehen dar, *a* ist der Durchschnittspunkt der Achse, die
zeichnen die Richtungen der gleichzeitigen Drehungsbogen der einzel
des Systems. Bei der Ausführung dieser gemeinschaftlichen Drehl
liegt der Angriffspunkt der wirkenden Kraft unter normalen Verhält
der Spitze des Hammergriffs (*a* Fig. 105), der kurze in die Wand der
höhle eingefügte Ambosfortsatz (*a* Fig. 105) bildet das Hypomochlion, (
des Ambosstieles *b* den Übertragungspunkt des einarmigen aus Ham
Ambos gebildeten Hebels. Da nun an einem von Helmholtz ang
Gehörpräparat die ganze Hebellänge *aa* $9\frac{1}{2}$ mm, der Hebelarm *ab*
also $\frac{2}{3}$ des ganzen Hebels mafs, so folgt, dafs wenn die S
(*sp* Fig. 105) am Ambos und Hammer erst fest ineinander greifen,
kursionsweite des Ambosstieles *b* im allgemeinen kleiner ausfallen
diejenige des Hammerhandgriffes, und in dem betreffenden Präparat
letzteren betragen haben kann. Die absolute Gröfse der beschrieben

Fig. 106.



rkung ist freilich immer nur äufserst gering zu veranschlagen. Um sie zu ssen, haben POLITZER und HELMHOLTZ den einen (oberen) Bogengang des byrinths geöffnet, ein feines kalibriertes Glasröhrchen in denselben wasserdicht gekittet und Vorhof und Röhrchen mit Wasser gefüllt. Wurde nun Luft den äufseren Gehörgang eingetrieben, so drängte der Ambosstiel den Steigel in die *fenestra ovalis* vor und verursachte dadurch ein Ansteigen des ssers in dem Glasröhrchen. Aus der Querschnittsgröfse der *fenestra ovalis* d der Steighöhe des Wassers berechnete HELMHOLTZ die Exkursionsweite der igbügelplatte, zugleich also auch diejenige des Ambosstieles auf 0,0726 mm, e Zahl, welche zweifellos als eine maximale anzusehen sein wird. Die derstände, welche die Bewegung der Gehörknöchelchen hemmen und in en Grenzen eingeschlossen erhalten, sind sehr mannigfacher Art. Erstens d die Einwärtstreibung des Hammergriffes beschränkt durch die Elastizität des eits nach innen gespannten Trommelfells, die Rückwärtsdrehung durch die stizität der Anheftungsmasse des *processus Folianus*, welche nach einwärts ert. Aufserdem aber beschränkt vor allen Dingen der Steigbügel diese hung, einmal durch seine Befestigung mittels eines häutigen Saumes, eitens mittelbar durch die Elastizität der Membran des runden Fensters. re das Labyrinthwasser vollständig eingeschlossen von starren Wänden, so rde es durch seine Inkompressibilität jedes Eindringen des Bügels in die *estra ovalis* unmöglich machen; dafs es in geringem Grade dem Steigbügel weichen kann, ist durch die mit einer elastischen Membran verschlossene enöffnung, als welche ED. WEBER die *fenestra rotunda* gedeutet hat, möglich macht. Wird der Steigbügel gehoben, dringt er also tiefer in die *fenestra alis*, so drängt er das Labyrinthwasser vor sich her, und dieses spannt in sprechendem Grade die Membran des runden Fensters nach aufsen, bis deren stische Kräfte den bewegenden Kräften des Steigbügels das Gleichgewicht lten. Der häutige, nach HENLE vom Periost des Vorhofs gelieferte Saum, lcher zwischen dem faserknorpeligen Rande der Steigbügelplatte und dem s ovalen Fensters ausgespannt ist, beschränkt natürlich ebenfalls durch seine stizität das Eindringen des Steigbügels. Aus dem Umstande, dafs die festigung des letzteren nicht an allen Punkten des Fensters gleich straff ist, h am unteren mehr geraden Rande der Fufsplatte straffer als am oberen bogenen, am straffsten am hinteren Pole erweist, folgt nach HELMHOLTZ[1] chts weiter, als dafs der eine Rand der Steigbügelplatte, also der obere, in rkerem Grade beweglich ist als der untere.

Fragen wir nun, in welcher Weise der so beschaffene Gehörnöchelchenmechanismus die Schallschwingungen des Trommelfells Wasserwellen des Labyrinthwassers umsetzt, so haben wir ischen zwei einander gegenüberstehenden Ansichten zu entscheiden. ach der einen Ansicht, deren Vertreter ED. WEBER ist, wird diese msetzung lediglich durch die beschriebenen gemeinschaftlichen inkelhebelbewegungen des Systems zustande gebracht; das transrsal schwingende Trommelfell versetzt Hammer und Ambos in zillationen um die gemeinschaftliche Drehungsachse, der oszillierende nge Ambosfortsatz versetzt den Steigbügel in spritzenstempelartige uf- und Niederbewegungen in der *fenestra ovalis*, diese erzeugen ellenbewegungen des Labyrinthwassers, durch welche endlich die embran des runden Fensters abwechselnd aus- und eingebogen ird. Nach einer zweiten zuerst von SAVART aufgestellten, be-

[1] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 37. — Vgl. dagegen HENKE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1868. . XXXI. p. 126. — LUCAE, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1868. Bd. IV. p. 36; u. POLITZER, *Wochenbl. d. hr. d. Gesellsch. d. Ärzte in Wien.* 1868.

sonders von J. MUELLER und darauf von HARLESS[1] gestützten A
sicht überträgt das longitudinal schwingende Trommelfell sei
Wellen so an die gegliederte Reihe der Gehörknöchelchen, dafs
allen Teilen gleichgerichtete Verdünnungs- und Verdichtungswell
erzeugt werden und als solche durch die Fufsplatte des Stei
bügels an das Labyrinthwasser übergehen. SAVART vergleicht d
Gehörknöchelchensystem mit einem System rechtwinkelig unt
einander verbundener Bretchen, wie es Fig. 107 darstellt. A
einem solchen System wies er nach, dafs, wenn das Bretchen
in Schwingungen versetzt wird, welche dasselbe in der Richtung d
Pfeile, also senkrecht gegen seine Fläche durchsetzen, diese Schwi
gungen durch die übrigen Bretchen in unveränderter Richtung si
fortpflanzen, *b* also der Fläche parallel, *c* wieder senkrecht geg
die Fläche, und *d* wieder der Fläche parallel durchlaufen, wie d
Pfeile andeuten.

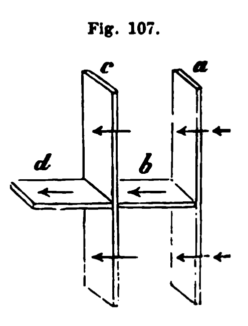


Fig. 107.

Nach dem vorausgeschickten fällt die Entscheidung nicht schwer. Es leuchtet ein, dafs es sich hauptsächlich um die Natur der Trommelfellschwingungen handelt, SAVARTS Theorie setzt Verdünnungs- und Verdichtungswellen in dieser Membran voraus, WEBERS Theorie dagegen Beugungswellen. Da wir nun oben die Notwendigkeit der letzteren nachgewiesen haben, kann keine Frage sein, dafs die Wirkung derselben auf die Gehörknöchelchenkette bei deren gegebener Anheftung am Trommelfell und Einlenkung an der Paukenwand notwendig in den beschriebenen Winkelhebe
bewegungen bestehen mufs. Schwingt das Trommelfell nach ei
wärts, so dafs sein Trichter vertieft wird, so treibt es den Hamme
handgriff nach innen, mit ihm den langen Fortsatz des Ambo
folglich den Steigbügel tiefer in die *fenestra ovalis*, während
beim Zurückschwingen, also unter Abflachung des Trichters, die u
gekehrte Bewegung der Knöchelchen hervorruft. Es bleibt sich dab
völlig gleich, wie grofs die Exkursion des Trommelfells ist; bis
einer gewissen Grenze steigt die Gröfse der Drehung der Knöch
chen um ihre Querachse mit der Gröfse der Exkursion des Tromm
fells; auch wenn die Exkursion der einzelnen Teilchen des letzten
geringer als seine Dicke ist, bleibt die Bewegung der Knöchelch
im Wesen dieselbe, wird nur entsprechend verkleinert.

Überdies gelingt es auch durch die direkte Beobachtung gut erhalten
Gehörpräparate jeden Zweifel an der Gegenwart transversaler Schwingungen d
Gehörknöchelchen zu beseitigen. Kittet man dem Hammer, Ambos oder Stei

---

[1] SAVARTS, s. BIOTS *Experimentalphysik*, übers. von FECHNER. Bd. II. p. 128. — J. MUELL
Handb. d. Physiol. 4. Aufl. Bd. II. p. 433. — HARLESS, a. a. O. p. 353.

bügel feine Glasfäden auf und legt die freien Enden der letzteren einer rotierenden berufsten Papierfläche an, so verursacht das Anschlagen eines musikalischen Tones, das die eben noch eine gerade Linie verzeichnende Schreibespitze eine Wellenlinie entwirft, wie sie nur möglich ist, wenn der zeichnende Glasfaden in transversale Schwingungen versetzt worden ist (POLITZER, HENSEN-SCHMIDEKAM[1]). Noch entscheidendere Resultate erhält man, wenn man den Gehörknöchelchen kleine stark lichtreflektierende Körnchen von Amylon, Antimon oder Goldbronze aufklebt. Die punktförmigen Lichtquellen, welche man hierdurch gewinnt und leicht unter dem Mikroskope betrachten kann, verwandeln sich bei Angabe der verschiedenartigsten Töne in feine Lichtlinien, deren Richtung unschwer festzustellen ist und zu dem Schlusse führt, dafs die Gehörknöchelchen vom Trommelfelle aus als Continuum auf die beschriebene Art zur Mitschwingung veranlafst werden (BUCK, HELMHOLTZ, MACH und KESSEL[2]). In einem von BUCK näher geschilderten Versuche mafs die vom Hammer- und vom Ambosköpfchen beschriebene Lichtlinie 0,066 mm, die von der Spitze des Hammerstieles und des langen Ambosfortsatzes, von dem einen Steigbügelschenkel und dem Steigbügelköpfchen gelieferte nur 0,05 mm. MACH und KESSEL fanden bei einem der von ihnen beobachteten Gehörpräparate die Exkursionsweite des Umbo unter dem Einflufs eines Tones von 256 einfachen Schwingungen und einer dadurch bedingten Druckschwankung im äufseren Gehörgange von + 0,0053 Atmosphären gleich 0,5 mm, diejenige des oberen Hammerkopfrandes gleich 0,32 mm, diejenige des Steigbügelköpfchens gleich 0,06 mm. Wie es scheint schwanken also die Bewegungsgröfsen der Gehörknöchelchen individuell in sehr weiten Grenzen.[3] Allgemein scheint den Vibrationen der Gehörknöchelchen dagegen die Eigenschaft beizuwohnen, dafs ihre Abweichungen aus der Ruhelage in der Richtung nach auswärts erheblich (um das 2—3fache) höher ausfallen, als in der entgegengesetzten nach einwärts.[4]

Wenn demnach unzweifelhaft der normale Schallleitungsprozefs durch die geschilderte Hebelbewegung der Gehörknöchelchen zustande kommt, so ist auf der andren Seite doch nicht zu bestreiten, dafs dieselben, wie andre feste Körper, nicht allein geeignet sind, Verdünnungs- und Verdichtungswellen in SAVARTS Sinne fortzupflanzen, sondern dafs auch in Wirklichkeit diese Wellenform neben den Beugungsschwingungen durch die Substanz der Knöchelchen hindurchlaufen wird. Wir haben bereits für das Trommelfell solche Wellen neben den transversalen statuiert und müssen dieselben daher auch für die Knöchelchenkette annehmen. Aufserdem werden solche Wellen aber auch notwendig vom Trommelring unmittelbar auf den kurzen Ambosfortsatz und den *processus Folianus* des Hammers übergehen, auch wenn diese Leitung ohne Vermittelung des Trommelfells als eine zufällige zu betrachten ist. Läge aber die Bestimmung der Gehörknöchelchen in der Leitung von Verdichtungs- und Verdünnungswellen, so würden wir schwerlich den frei beweglichen Hebelmechanismus finden, sondern an seiner Stelle vielleicht eine

[1] POLITZER, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1864. Bd. I. p. 59. — SCHMIDEKAM, *Experim. Stud. z. Physiol. d. Gehörorgans.* Dissert. Kiel 1868, u. *Arb. aus dem Kieler physiol. Institut.* Kiel 1868. p. 30.

[2] BUCK, *Verhandl. d. naturhist. med. Vereins zu Heidelberg.* 1869. Bd V. p. 68, u. *Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk.* 1870. Bd. I. p. 121. — MACH u. KESSEL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. Bd. LXIX. p. 221.

[3] Vgl. MACH u. KESSEL, a. a. O. p. 239.

[4] FR. BEZOLD, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1880. Bd. XVI. p. 1.

feste auf dem Trommelring rings angewachsene Platte und von deren Mitte aus einen Stab gegen die Membran des ovalen Fensters gestemmt. Dies ist freilich nur eine teleologische Beweisführung, die wir aber doch trotz der herrschenden Antipathie gegen eine solche nicht für ganz wertlos halten können.

Nur für die zweite, nach unsrer Ansicht unwesentliche Art der Leitung von Verdünnungs- und Verdichtungswellen kann die Frage in Betracht kommen, ob und in welcher Art die Gehörknöchelchen die geleiteten Schallwellen durch Resonanz zu verstärken befähigt sind. Wir bemerken indessen, dafs die ganze Frage nach einer Resonanz der Gehörknöchelchen sehr in den Hintergrund tritt, sobald wir den Verdichtungswellen in denselben überhaupt keine wesentliche physiologische Bedeutung zuerkennen.

§ 101.

Die Muskeln der Gehörknöchelchen und die Resonanz des Trommelfells. Zwei quergestreifte Muskeln finden ihre beweglichen Angriffspunkte an dem Gehörknöchelchensystem, an welchem sie Stellungsveränderungen hervorzubringen bestimmt sind. In innigstem Zusammenhange mit der Funktionslehre dieser beiden Muskeln (andre in älteren Anatomien beschriebene Gehörknöchelchenmuskeln, wie der *musc. mallei externus s. laxator tympani*, sind keine Muskeln, sondern Bänder) steht die Lehre von der Resonanz des Trommelfells und insbesondere von deren Verhalten bei verschiedenen Spannungsgraden der Membran.

Der *musculus tensor tympani* ist ein kleiner gefiederter Muskel, welcher in einem knöchernen oberhalb der *tuba Eustachii* befindlichen Halbkanale eingesenkt liegt und mit seinen kurzen Primitivbündeln einwärts von der unteren Fläche der Felsenbeinpyramide, dem knorpeligen Teile der EUSTACHIschen Röhre und der inneren konkaven Wand des ihn bergenden Kanals entspringt, anderseits sich in fast scheitelrechtem Faserverlauf an die ihn seiner ganzen Länge nach begleitende Sehne inseriert. Beim Eintritt in die Paukenhöhle schlägt sich letztere über einen kleinen Knochenvorsprung hinweg, welchen die Knochenlamelle des Tensorkanals gegen das *cavum tympani* bildet, und verläuft nunmehr in veränderter Richtung quer durch die Paukenhöhle zum Hammergriff, an welchem sie sich vertikal zur Trommelfellebene, dagegen unter einem ziemlich spitzen Winkel zum unteren Ende des Hammergriffes und dem vorderen Teil seiner Drehungsachse befestigt (*T. t.* Fig. 105). Bei der Kontraktion des *tensor tympani* mufs also die Sehne durch den queren Zug der ihr aufsitzenden Muskelbündel stark gespannt werden und infolge davon Hammergriff und Trommelfell nach einwärts ziehen. Hierbei wird der Hammerkopf in früher beschriebener Weise sich drehen, den

Ambosköpfchen nähern und an demselben durch die erwähnte Sperrzahnvorrichtung fixieren müssen. Weiterhin wird dann die Steigbügelplatte in die *fenestra ovalis* eingedrückt und die normale Spannung des Trommelfells vergrößert werden. Erschlafft der *tensor tympani* nach vorausgegangener Thätigkeit, so genügt die elastische Kraft des torquierten Hammerachsenbandes und des *processus Folianus* zur Wiederherstellung der ursprünglichen Lageverhältnisse. Der physiologische Versuch hat diese den anatomischen Verhältnissen entlehnten Schlüsse im wesentlichen bestätigt. An frisch getöteten Hunden vermochten LUDWIG und POLITZER[1] zu konstatieren, daß Reizung des peripheren Trigeminusstumpfes in der Schädelhöhle die Kontraktion des *tensor tympani* auslöste, und daß hierbei die Wassersäule eines kleinen Manometers entsprechend der Einwärtsbewegung der *membrana tympani* angesogen wurde, wenn dasselbe in den äußeren Gehörgang, dagegen herausgetrieben, wenn dasselbe nach Verschluß der *tuba Eustachii* in die Wand der Paukenhöhle oder in einen Bogengang des Labyrinths luftdicht eingefügt worden war.

Über die Bedingungen, unter welchen der *tensor tympani* während des Lebens in Aktion tritt, liegen einige direkte Beobachtungen von HENSEN[2] vor. An Katzen und Hunden, bei welchen durch Eröffnung der *bulla ossea* das *cavum tympani* freigelegt worden war, zeigte sich, daß faßt jede beginnende Schallbewegung, also das Eintreten einer Trommelfellschwingung, eine einmalige Zuckung des Tensor auslöste, daß die hiernach sich wiedereinstellende Muskelruhe aber durch den fortdauernden Schallreiz nicht weiter gestört wurde. Eine Ausnahme machten nur tiefe Töne von weniger als 200 Schwingungen, welche keine oder nur zweifelhafte Zuckungen bewirkten, selbst wenn sie unmittelbar ins Ohr geblasen wurden. Was für eine Bedeutung dieser rasch erlöschenden einmaligen Aktion bezüglich der Trommelfellfunktion zukommen möchte, ist nicht klar. Auch weiß man nicht bestimmt, auf welchem Wege die Erregung des den Tensor versorgenden Trigeminusastes in den erwähnten Fällen zustande kommt, ob hier ein Reflexvorgang oder ein Willensakt vorliegt, und wenn ersterer anzunehmen ist, ob der Reiz vom Acusticus oder von den sensiblen Trommelfellnerven den zentralen Ursprüngen des Tensornerven übermittelt wird. Die Beteiligung des Willens an der fraglichen Muskelkontraktion ist freilich höchst unwahrscheinlich. Denn stände der *tensor tympani* überhaupt und regelmäßig unter der Botmäßigkeit desselben, wie es noch J. MUELLER[3] glaubte, so müßte es ohne Schwierigkeit gelingen im eignen Ohre eine tetanische Dauerkontraktion des betreffenden Muskels einzuleiten; diese Forderung ist aber nach allem, was wir wissen, nicht oder nur sehr ausnahmsweise erfüllt, da im Gegenteil nur wenige

[1] POLITZER, *Wiener Stzber.* Math.-nat. Cl. 1861. 2. Abth. Bd. XLIII. p. 427.
[2] V. HENSEN, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 312. — BOCKENDAHL, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1880, Bd XVI. p. 241.
[3] J. MUELLER, a. a. O. p. 439.

Individuen es vermögen, die von LUDWIG und POLITZER als Ken
zeichen der Tensorverkürzung festgestellten Luftdruckschwankunge
im äufseren Gehörgange willkürlich hervorrufen[1], d. h. also, d
Wassersäule eines kleinen in letzteren luftdicht eingefügten Man
meters beliebig anzusaugen oder emporzutreiben, es sei denn, da
man durch kräftige Exspirationsanstrengung bei verschlossener Mund
und Nasenhöhle von der EUSTACHIschen Röhre aus Luft in die Trom
melhöhle hineinsprefst (VALSALVAscher Versuch) oder durch kräftig
Inspirationsanstrengung unter sonst gleichen Umständen aus derselbe
entfernt, wodurch mittelbar, jedoch ohne Zuthun des *tensor tympani*
das Trommelfell im ersten Falle nach aufsen gedrängt, im zweite
nach einwärts gezogen wird. Ebenso kommt es wohl auch nur aus
nahmsweise vor, dafs die Willensthätigkeit sekundär, wenn sie di
zentralen Nervenursprünge benachbart gelegener Muskelgruppen, z. B
der Kaumuskeln, in Erregung bringt, zugleich auf diejenigen de
Tensors übergeht. Wenigstens liegen bis jetzt nicht viele solch
Beobachtungen vor. Eine derselben rührt von FICK[2] her, welche
bei energischer Kontraktion der Kaumuskeln einen singenden To
in seinem Ohre vernahm und sich davon vergewisserte, dafs dab
gleichzeitig ein Quecksilbertröpfchen in einem Kapillarröhrche
welches luftdicht in den äufseren Gehörgang eingepafst war, rasc
gegen das Trommelfell hin bewegt wurde; andre verdanken wir de
Mitteilungen von POLITZER und HELMHOLTZ[3], welche bei unte
drücktem Gähnen eine auf stärkere Anspannung des Trommelfel
zu beziehende Schwächung gewisser Tonwahrnehmungen an sic
selbst konstatieren konnten. Hiermit endet aber auch unser Wisse
über die Erregungsursachen der Tensorthätigkeit im lebenden Org
nismus. Schlüsse aus den aufgezählten Thatsachen zu ziehen in d
Absicht die physiologische Bestimmung des fraglichen Muskels au
zuklären, wäre ein vergebliches Bemühen, und wenn wir uns dennoc
ein Bild von der letzteren zu verschaffen suchen wollen, so habe
wir nicht jene Thatsachen, sondern die anderweitig festgestellte B
schaffenheit der Tensorwirkung ins Auge zu fassen, von welcher nic
zweifelhaft sein kann, dafs sie im wesentlichen auf einer stärkere
Spannung des Trommelfells beruht; es gilt daher zu untersuchen, welc
akustische Bedeutung die letztere hat, ob und in welcher Wei
die Schallleitung mit der wachsenden oder abnehmenden Spannu
dieser Membran geändert wird. Durch J. MUELLER[4] haben fo
gende zwei Sätze allgemeine Geltung erlangt: erstens wird durc
erhöhte Spannung des Trommelfells dessen Rezeptivität fü
Schallwellen gemindert, die Schallleitung zum Nerven ab

---

[1] Vgl. LUCAE, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1867. Bd. III. p. 201. — POLITZER, ebenda. 18
Bd. IV. p. 19. — SCHAPRINGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1870. 2. Abth. Bd. LXII. p. 5

[2] FICK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 526.

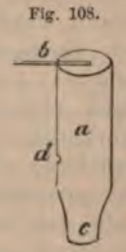
[3] POLITZER, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1868. Bd. IV. p. 19. — HELMHOLTZ, PFLUEGERs A
1868. Bd. I. p. 33. Anm.

[4] J. MUELLER, a. a. O. p. 434.

geschwächt; zweitens wird durch höhere Spannungsgrade das Trommelfell zur Resonanz für hohe Töne, durch geringe Spannung für tiefe Töne geeignet gemacht. Dementsprechend hat man die Funktion des Hammermuskels in der Dämpfung zu intensiver Schalleindrücke und in der Regulierung der Resonanz beim Hören von Tönen verschiedener Höhe gesucht.

Was zunächst die Verminderung der Schallleitung durch Spannung betrifft, so stützt sich MUELLERS Satz erstens auf Beobachtungen von SAVART an Membranen überhaupt, zweitens auf folgende Experimente und Erfahrungen am eignen Ohre. Er spannte über die obere Öffnung einer kurzen Holzröhre *a* (Fig. 108) eine Membran, auf welche ein bis zum Zentrum reichendes, frei über den Rand der Röhre hinausragendes Stäbchen *b* aufgeleimt war. Durch Hebelbewegungen dieses Stäbchens konnte die Membran, wie das Trommelfell durch die Drehung des Hammers, stärker gespannt werden. Das andre offene Ende *c* des Röhrchens war so zugespitzt, daſs es genau in den äuſseren Gehörgang paſste. Eine kleine Seitenöffnung *d* war bestimmt das Ausweichen der Luft nach Art der natürlichen *tuba Eustachii* möglich zu machen. MUELLER fügte nun diesen Apparat mit *c* in das eine Ohr, während das andre verschlossen war, und fand, daſs ein und dasselbe Geräusch (z. B. einer Taschenuhr) um so schwächer gehört wurde, je stärker durch Heben von *b* die Membran gespannt wurde. Gegen die Beweiskraft dieses Versuches läſst sich einwenden, daſs die Verhältnisse den natürlichen nicht entsprechen; im Ohre handelt es sich darum zu erweisen, daſs bei stärker gespanntem Trommelfell die Schwingungen desselben mit geringerer Intensität auf die Gehörknöchelchenkette und durch diese Hebelkette auf das Labyrinthwasser übergehen; durch MUELLERS Versuch dagegen wird nur erwiesen, daſs die stärker gespannte Membran ihre Schwingungen schwächer an die dahinter befindliche Luft, welche der Luft der Paukenhöhle entspricht, abgibt. Da indessen diese schwächere Übertragung durch die Exkursionsweite der Membran mit der Spannung bedingt ist, da ferner durch die Einwärtsspannung des Trommelfells der Steigbügel fester in das runde Fenster gedrückt und die Drehbarkeit der Hebelachse durch die Torsion gemindert wird, so läſst sich mit Bestimmtheit voraussetzen, daſs die gröſsere Spannung des Trommelfells nach einwärts die Hebelbewegungen der Knöchelchen, mithin die Intensität der im Labyrinthwasser erzeugten Wellen wesentlich beschränkt, und somit Schwerhörigkeit eintritt. Man kann, wie oben erwähnt, die Trommelfellspannung bei verschlossener Mund- und Nasenöffnung willkürlich durch zwei Mittel erhöhen, entweder durch Einpressen von Luft in die Pauke bei kräftiger Exspirations- oder durch Aus-

Fig. 108.



saugen von Luft bei anhaltender Inspirationsanstrengung; in ersteren Falle wird das Trommelfell, wie ebenfalls schon angegeben, durc die komprimierte Luft der Paukenhöhle nach aufsen, im zweiten Falle durch die verdünnte Luft nach innen gespannt, also di Wirkung des Hammermuskels nachgeahmt. In beiden Fällen trit Schwächung der Schallleitung, Schwerhörigkeit ein, wie zuerst WOLLASTON und nach ihm J. MUELLER erwiesen, jeder aber leicht an sich bestätigen kann. Diese Versuche, insbesondere der letztere, sind entscheidend, sie beweisen, dafs die Schallleitung durch Spannung des Trommelfells verschlechtert wird; der Schlufs, dafs die gleiche akustische Wirkung daher auch dem *tensor tympani* zukommen wird, ist um so eher gerechtfertigt, als ganz direkte Belege für seine Richtigkeit beigebracht werden können. POLITZER[1] leitete dem äufseren Gehörgang eines frisch getöteten Hundes, dessen Schädel- und Trommelhöhle in genügendem Umfange freigelegt waren, die Schwingungen von Stimmgabeltönen (ut_3 von 512 Schwingungen) zu und liefs den Hammer mittels eines ihm aufgekitteten leichten Fühlhebels die ihm vom Trommelfell übertragenen Vibrationen auf einer rotierenden berufsten Trommel aufschreiben (vgl. o. p. 259). Alsdann wurde der Trigeminus in der Schädelhöhle tetanisiert, den *tensor tympani* also in Kontraktion versetzt und an der (um das dreifache) verkleinerten Höhe der verzeichneten Hammerschwingungen erkannt, dafs die Schallleitung durch Trommelfell und Gehörknöchelchen infolge der Tensoraktion eine sehr auffällige Abschwächung erfahren hatte. Versah POLITZER ferner die Wand des sonst unversehrten *cavum tympani* an einem andren frischen Hundeschädel mit einer Bohröffnung, von welcher ein luftdicht eingefügter Schlauch zu seinem eignen Ohre hinführte, und reizte er während der Zeit, in welcher er den Stimmgabelton deutlich und klar im Auskultationsschlauche vernahm, den *tensor tympani* wie vorhin, so erlitt nach seiner Angabe auch die Intensität der eignen Tonempfindung in Übereinstimmung mit dem Resultat des früheren Versuchs eine ganz unverkennbare Einbufse. Wir werden uns demnach vorzustellen haben, dafs der Hammermuskel einerseits durch die gröfsere Spannung, welche er dem Trommelfell erteilt, andererseits durch die gegenseitige Fixierung der Gehörknöchelchen aneinander in der *fenestra ovalis* (s. o. p. 261) die Umsetzung der Schallschwingungen in Trommelfellschwingungen, Hebelbewegungen des Amboses und Stempelbewegungen des Steigbügels, von deren Intensität zunächst die Intensität der Empfindung abhängt, beeinträchtigt.

Die zweite Funktion, welche man dem Hammermuskel zuschreibt, die V e r ä n d e r u n g d e r R e s o n a n z d e s T r o m m e l f e l l s fufst zunächst auf der gleichfalls von WOLLASTON und MUELLER gemachten Erfahrung, dafs die Schwerhörigkeit, welche durch stärkere Spannung des Trommelfells eintritt, nicht gleich ist fü

[1] POLITZER, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1864. Bd. I. p. 68.

ohe und tiefe Töne, dafs vielmehr in merklichem Grade nur
efe Töne bei gespannter Membran schlechter gehört werden,
ohe Töne dagegen oft ebenso stark als bei normaler mittlerer
pannung, zuweilen sogar noch stärker. Um diese Frage erläutern
ı können, müssen wir zunächst untersuchen, ob und in welcher
Veise bei dem Trommelfell überhaupt eine Resonanz stattfinden
unn. Wird in der Nähe einer gespannten Saite ein Ton
zeugt, welcher der Schwingungszahl der Saite oder eines gröfseren
ruchteils derselben entspricht, so gerät dieselbe in lebhafte Mit-
hwingungen und klingt mit. Ganz das nämliche gilt von einer ge-
annten Membran, welche mit grofser Leichtigkeit auf Töne, die
rem Eigenton gleich sind oder in einfachem Verhältnis zu dem-
lben stehen, resoniert. Nähme die Trommelfellmembran nur solche
öne zur Weiterleitung an die ihr anhaftende Knöchelchenkette auf,
wäre die Gehörswahrnehmung auf sehr wenige Töne beschränkt.
er Kleinheit und dem Spannungsgrade gemäfs ist der Eigenton
s Trommelfells so aufserordentlich hoch, selbst bei völlig erschlafftem
pannmuskel, dafs es auf die Mehrzahl der Töne, die auf dasselbe
nwirken, gar nicht mitschwingen könnte. Von einem Mitklingen
s Trommelfells kann keine Rede sein, natürlich auch nicht von
ner etwaigen Stimmung desselben für jeden äufseren Ton von
liebiger Höhe durch adäquate Kontraktion des Hammermuskels.
as Trommelfell wird durch jeden Ton von beliebiger Höhe, selbst
e tiefsten noch wahrnehmbaren, in Schwingungen versetzt, und
ar ist bei hohen wie bei tiefen Tönen die Exkursionsweite seiner
hwingungen der Intensität des äufseren Tones proportional, so
ſs wir aus der Stärke seiner Schwingungen über die Intensität
des äufseren Tones ein Urteil erhalten. Es ist aber ferner eine
r die Exaktheit der Sinneswahrnehmung wesentliche Thatsache,
ſs die Schwingungen des Trommelfells die Dauer der Einwirkung
r Luftwellen nicht oder wenigstens nicht merklich überdauern,
o sicher keine Resonanz in Form des Nachklingens, wie wir
selbe an jeder frei gespannten Seite beobachten können, vorhanden
. Damit das Trommelfell auf jeden Ton beliebiger Höhe mit
er der Tonstärke entsprechenden lebendigen Kraft mitschwingen
nne, damit ferner die Form der Schwingung des Trommelfells in
lem Fall genau der Schwingungsform des ankommenden Schall-
llenzuges entspreche, damit es endlich nach der Beendigung des
zteren nicht nachschwinge, mufs der Einflufs des Verhältnisses,
welchem die Tonhöhe der Membran zu der des äufseren Tones
ht, mehr weniger aufser Spiel gebracht sein. Das Mittel dazu liegt
ch SEEBECKS[1] trefflichen Untersuchungen in den Widerständen, welche
e mit der Membran verbundenen trägen Massen der Mitschwingung

[1] SEEBECK, *Repert. d. Physik.* 1849. Bd. VIII. *Akustik*; POGGENDORFFs *Annalen.* 1844. LXII. p. 289. — Vgl. auch POLITZER, *Wiener med. Wochenschr.* 1871. p. 499, u. *Arch. f. Ohren-*
k. 1871. Bd. VI. p. 35.

entgegensetzen; sind diese Widerstände beträchtlich, so wird zwa auch die Stärke der Mitschwingung entsprechend verringert, abe ebendieselbe auch in entsprechendem Grade unabhängig von de Höhe des erregenden äuſseren Tones. Einen solchen der Mit schwingung des Trommelfells beträchtlichen Widerstand leistende Körper finden wir in dem zwischen seine Platten eingeschobenen Hammerhandgriff und mittelbar in der mit ihm verbundenen Gehör knöchelchenkette samt dem daran stoſsenden Labyrinthwasser. Während das Trommelfell allein, wie jede Membran, nur auf die seinem Eigenton gleichen oder nahe stehenden Töne intensiv mitschwingen, durch alle andern und besonders die tieferen Töne dagegen nur in ganz unverhältnismäſsig schwache Bewegung geraten würde, bewirkt die Einlagerung des Hammers, daſs es zwar auf alle möglichen Töne schwach, aber doch auf alle mit nahezu gleicher Intensität mitschwingt. Die allgemeine Schwächung seiner Exkursionen durch diesen Widerstand ist keineswegs eine Beeinträchtigung, sondern im Gegenteil durch die Beschaffenheit der inneren Perceptionsorgane im Labyrinth geboten. Es sind dieselben so empfindlich, daſs nur äuſserst schwache Wasserwellen nötig sind, um eine intensive Empfindung zu erregen, während umgekehrt zu starke Wellen, wie sie bei ungeschwächten Beugungsschwingungen der freien Trommelfellmembran entstehen würden, nachteilig auf die Nervenenden wirken müssten. Die Einfügung des Hammers in das Trommellfell ist ferner das Mittel, welches jedes störende Nachschwingen desselben und somit jedes merkliche Überdauern der Empfindung über die objektive Ursache verhütet. Es stellt der Hammer einen Dämpfer dar, welcher mit dem Trommelfell jedem von auſsen kommenden Stoſse folgt, allein nach dem letzten Stoſse einer Wellenreihe auch sogleich die Exkursion des Trommelfells auf Null reduziert Der Widerstand, durch den er diesen Dienst leistet, wird besonders vergröſsert erstens durch die Schwere seines Kopfes, zweitens durch den Umstand, daſs der *processus Folianus* nicht in einem Gelenk frei drehbar ist, sondern nur durch Torsion einer elastischen Masse und endlich durch die geringe Nachgiebigkeit des Steigbügelsaumes

Vollkommen unabhängig von der Höhe des erregenden Tones ist die lebendige Kraft der Trommelfellmitschwingung nicht; es ist leicht nachzuweisen, daſs wir sehr tiefe Töne trotz beträchtlicher Exkursionsweite der Luftteilchen in der erregenden Verdichtungswelle doch nur sehr schwach wahrnehmen, hohe Töne dagegen schon bei sehr geringer objektiver Intensität stark. Diese Ungleichheit wird, wie wir schon gesehen, zu ungunsten der tiefen Töne noch beträchtlich vermehrt, wenn wir durch eines der genannten Mittel die Spannung des Trommelfells erhöhen. Da dies bei Kontraktion des Hammermuskels geschieht, so hat man gemeint, es sei eine Bestimmung desselben, das Trommelfell für hohe Tonlagen gleichsam zu stimmen, die Einwirkung tiefer zu dämpfen. Wie wenig Grund

zu der Annahme ist, daſs die Thätigkeit des Hammermuskels gerade durch das Erklingen tiefer Töne wachgerufen werde, lehren die vorhin (p. 261) mitgeteilten Erfahrungen HENSENS, nach welchen tiefe Töne unter 200 Schwingungen im Gegensatze zu höheren keine Reflexzuckung des Tensors im lebenden Körper bewirken. Es fällt somit jede Veranlassung fort in ihm einen Regulator der Trommelfellresonanz zu erblicken. Will man seiner Bedeutung als eventueller Dämpfer der Schallleitung überhaupt noch eine andre hinzufügen, so wäre die Vorstellung noch am ehesten zu rechtfertigen, daſs seine häufigen Einzelzuckungen (s. o. p. 261) dazu bestimmt sein möchten, die infolge der naturgemäſs kaum jemals erlöschenden Vibrationsunruhe des Trommelfells entstehenden Lage- und Spannungsänderungen desselben fort und fort wieder auszugleichen. Viel dunkler als die physiologische Aufgabe des Hammermuskels ist die mechanische und akustische Wirkung der Kontraktion des Steigbügelmuskels; einige betrachten ihn als Unterstützer des Hammermuskels, andre als dessen Antagonisten. Noch andre meinen, daſs er dazu bestimmt sei exzessive Bewegungen des Steigbügels in der *fenestra ovalis* zu verhüten.[1] Von einer Anspannung des Trommelfells durch denselben kann keine Rede sein, da er seinen Zug rechtwinkelig gegen die Drehungsebene des Amboses und Hammers ausübt; die Erfolge so roher Versuche, wie das Anziehen der Sehne an der Leiche, auf welche man sich bei der Annahme dieser Wirkung stützt, beweisen nichts. Der Steigbügelmuskel schickt bekanntlich seine Sehne aus der *eminentia papillaris* rechtwinkelig gegen die Achse des Bügels von hinten her an dessen Köpfchen. Verkürzt er sich, so wird er das Köpfchen nach hinten zu ziehen streben; da indessen die Fuſsplatte ihrer Befestigung wegen nicht nach hinten verschiebbar ist, kann dieselbe nur hebelartig bei diesem Zuge bewegt werden, nach der einen Ansicht so, daſs das hintere Ende tiefer in die *fenestra ovalis* gedrückt wird, indem es sich um das vordere Ende als Hypomochlion dreht (HARLESS), nach andern umgekehrt so, daſs das vordere Ende etwas aus der *fenestra ovalis* herausgehebelt wird (LUDWIG).

Die zweite Ansicht hat darum mehr für sich als die erste, weil POLITZER[2] an frisch getöteten Hunden bei Erregung des lebensfähigen Steigbügelmuskels vom Facialisstamme aus den Druck im Vorhofe vielleicht durch Entspannung des Trommelfells sinken sah. Bestätigt sich diese Beobachtung, so würde die Anschauung derjenigen, welche in dem *musculus stapedius* einen Antagonisten des *musculus tensor tympani* erblicken, eine bemerkenswerte Stütze gefunden haben, da die Kontraktion des letztgenannten Muskels, wie erwähnt, den Druck innerhalb des Vorhofs durch Anspannung des

---

[1] Vgl. HENLE, *Handb. d. system. Anat.* Bd. II. 2. Aufl. 1875. p. 781.

[2] POLITZER, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1861. 2. Abth. Bd. XLIII. p. 427; *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* als Festgabe C. LUDWIG gewidmet. Leipzig 1874. Heft 1. p. XXV.

Trommelfells steigert. Ein endgültiges Urteil zu fällen müssen
indessen vorderhand ablehnen und ebenso auch von einer Er
terung der BUDGEschen[1] Mutmaſsungen über die Funktion
Stapesmuskels als Gleichgewichtsregulators absehen, da dieselb
seiner eignen Mitteilung gemäſs auf keiner thatsächlichen Grundl
beruhen. Wir erwähnen nur noch, daſs von LUCAE[2] die willk
liche Innervation mimischer Gesichtsmuskeln, namentlich des *or
cularis palpebrarum* als eine Erregungsursache des Stapedius
zeichnet worden ist.

§ 102.

Paukenhöhle und Eustachische Trompete. Über d
akustische Bedeutung des Hohlraumes hinter dem Trommelfell u
seines Ausganges nach der Rachenhöhle besitzen wir eine groſ
Anzahl von Hypothesen, von denen der gröſste Teil mit Bestimm
heit als irrig zurückzuweisen ist.[3] Man hat die einfache auf d
Hand liegende Bestimmung der Paukenhöhle nicht für ausreiche
gehalten und unnötig nach weiteren komplizierteren Leistung
suchen zu müssen geglaubt. Zunächst versteht es sich von selb
daſs die Hebelkette der Gehörknöchelchen ebensowohl als das Tromm
fell seine Schwingungen nur in einem freien Raume ausführen kar
daſs daher der ganze bisher erörterte Schallleitungsmechanism
ohne Paukenhöhle undenkbar ist. Ein abgeschlossener lufthaltig
Raum, dessen Luft durch jede Einwärtsbeugung des Trommelfe
komprimiert würde und dadurch einen mit der Spannung desselb
wachsenden Widerstand für seine Schwingungen und für die A
wärtsbeugungen der Membran des runden Fensters darböte, hä
nicht genügt, es muſste daher schon aus diesem Grunde die L
der Paukenhöhle mit der äuſseren Luft in Kommunikation gese
werden, und hieraus erklärt sich die Notwendigkeit der *tuba E
stachii.* Auſserdem ist zu bedenken, daſs in einer abgeschlossen
Paukenhöhle nur eine aus dem Blute exhalierte Luft vorhanden se
könnte, deren Zusammensetzung und deren Spannung sich un
verschiedenen Verhältnissen ändern würde; auf der andren Seite d
Trommelfells befände sich die atmosphärische Luft, deren Dicht
keit ebenfalls beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist.
würden also leicht beträchtliche Dichtigkeitsdifferenzen der zu beid
Seiten des Trommelfells befindlichen Luft eintreten, welche n
wendig die Rezeptivität des Trommelfells, die Stärke der Sch
leitung überhaupt modifizieren müſsten. Die Kommunikation d
Pauke mit der Atmosphäre erscheint daher auch aus diesem zwei
Grunde als unerläſslich.

---

[1] BUDGE, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 460.
[2] LUCAE, *Berl. klin. Wochenschr.* 1874. p. 164.
[3] Vgl. J. MUELLER, a. a. O. p. 432 u. 441.

Eine weitere Aufgabe für diese Teile zu suchen ist nicht der geringste Grund vorhanden; die anderweitigen ihnen vindizierten Bestimmungen sind mit Übergehung gewisser älterer Fabeln folgende. Die Luft der Pauke soll als Schallleiter dienen. Daſs dieselbe die Trommelfellschwingungen aufnehmen muſs, ist klar; zweifelhaft ist aber, ob diese Luftwellen zur Übertragung auf das Labyrinthwasser bestimmt sind. Es gab nur einen Weg, auf welchem diese Übertragung denkbar war, und das ist durch die Membran des runden Fensters; daſs aber durch diese keine Aufnahme von Schallwellen beabsichtigt sein kann, ist leicht zu erweisen. Erstens liegt dieselbe so ungünstig, so abgewendet vom Trommelfell, daſs die von letzterem ausgehenden Schallwellen sie gar nicht in der Richtung des ursprünglichen Stoſses, in welcher sie sich am intensivsten fortpflanzen, treffen können. Zweitens würde ein solcher Wellenstoſs die Membran gerade in dem Momente treffen und nach innen zu-beugen streben, wo dieselbe durch das Schneckenwasser, welches der Einwärtsdrängung des Steigbügels ausweicht, nach auſsen gespannt wird; welcher bewegende Einfluſs auch überwiegend wäre, es könnte ein solches Entgegenarbeiten immer nur mit Beeinträchtigung der Gehörsperception verbunden sein. Daſs übrigens die Schallleitung vom Trommelfell durch die Luft und die genannte Membran, selbst bei günstiger Lage der letzteren zur Direktionslinie der Schallwellen, bei weitem schwächer ausfallen müſste als die durch die Gehörknöchelchen, hat J. Mueller durch einen schönen Versuch erwiesen. Zweitens schreibt man der Paukenhöhle die Bestimmung zu, durch Resonanz die zur Perception kommenden Schallwellen zu verstärken. Es kann natürlich nur von einer Resonanz durch Reflexion die Rede sein; die Luft der Trommelhöhle stellt einen begrenzten Körper dar, die ihr vom Trommelfell übergebenen Schallwellen werden an den Grenzen, also von den knöchernen Wänden der Pauke, zurückgeworfen, nur ein geringer Teil absorbiert, da Schallwellen von Luft schwer auf feste Körper übergehen. Sollen die reflektierten Wellen die primären verstärken, so müssen sie sich mit ihnen derart kreuzen, daſs beide Wellenkategorien die schwingenden Teilchen gleichzeitig und gleichsinnig zu bewegen streben. Die Teilchen, deren gesteigerte Bewegung allein für die Gehörswahrnehmung von Nutzen sein könnte, sind aber diejenigen des Trommelfells. Es frägt sich also: sind die Resonanzverhältnisse in der Paukenhöhle so beschaffen, daſs die reflektierten Wellen die Schwingungen des Trommelfells regelmäſsig verstärken? Die Antwort ist entschieden: nein. Erstens sind die Wände der Pauke von so unregelmäſsiger unebener Gestaltung, daſs von einer regelmäſsigen Reflexion der Wellen nach dem Trommelfell zurück keine Rede sein kann, die mannigfache Durchkreuzung mit den Luftwellen der Pauke allein kommt für das Hören nicht in Betracht. Gesetzt aber auch, die Wände wären von der Art, daſs alle Wellen regelmäſsig nach dem

Trommelfell reflektiert würden, so könnte dies bei dem Verhältnis der Dimensionen der spaltenartigen Pauke zur Wellenlänge nur störend für die Trommelfellschwingungen sein. Wenn eine Verdichtungswelle das Trommelfell durchschreitet und durch eine nach einwärts gerichtete Bewegung seiner Teilchen nach innen beugt, so würde die reflektierte Welle lange bevor die primäre mit ihrer ganzen Länge das Trommelfell passiert hätte, dasselbe erreichen und notwendig als Verdichtungswelle dessen Teilchen nach aufsen zu bewegen streben, also der Wirkung der primären Welle entgegenarbeiten. Eine Unterstützung beider Wellen und eine dadurch bedingte Summierung der Bewegungen der Trommelfellteilchen könnte nur dann eintreten, wenn eine reflektierte Verdünnungswelle mit nach innen gerichteter Bewegung der Teilchen mit einer primären Verdichtungswelle gleichzeitig das Trommelfell passierte. Dies ist aber, abgesehen von der Zerstreuung der reflektierten Wellen, bei den Dimensionen der Paukenhöhle unmöglich der regelmäfsige Fall. Es würde aber viel zweckmäfsiger erscheinen, wenn sich aus der Form der Pauke erweisen liefse, dafs alle Wellen von ihren Wänden nach der Tuba zu reflektiert würden, um sie zu eliminieren.

Eine weitere der *tuba Eustachii* zugeschriebene Funktion ist die, Schallwellen von der Rachenhöhle aus nach der Paukenhöhle zu leiten und sie dort dem Trommelfell zur Übertragung auf die Perceptionsorgane zu übergeben. Dafs es sich hierbei nicht etwa um einen zweiten Leitungsweg für die Wellen der äufseren Luft handelt, ist leicht erweislich. Das Ticken einer ohne Berührung mit den Wänden in die Mundhöhle gehaltenen Uhr wird um so undeutlicher, je mehr wir sie dem Rachen nähern. Man hat daher behauptet, dafs es die hinter dem Gaumenvorhang erzeugten Schallwellen, also die Töne der eignen Stimme seien, für deren Zuleitung die Tuba bestimmt sei; allein auch dies ist falsch. Beim gewöhnlichen Sprechen mit offenem Ausweg für die Luft durch Mund und Nase hören wir unsre Stimme nicht anders, als die einer zweiten in unsrer Nähe sprechenden Person. Nur bei geschlossener Mund- und Nasenhöhle und gleichzeitig offenstehender Tubamündung erlangt der Ton unsrer Stimme eine aufserordentliche betäubende Intensität und scheint nicht mehr, wie beim gewöhnlichen Sprechen, aufserhalb des Ohres erzeugt, sondern innerhalb der Pauke selbst zu entstehen (Autophonie). Die Bedeutung dieses Verhaltens für die in Rede stehende Frage ist unzweifelhaft. Unsre Stimme wird durch die Tuba sehr intensiv gehört, sobald dieselbe irgendwie wegsam gemacht ist. Im gewöhnlichen Zustande berühren sich die Wände derselben; der normale Exspirationsstrom, mithin auch die von den Stimmbändern erzeugten Schallwellen dringen nicht in sie ein, da die andringende Luft die enge Mündung nicht in günstiger Lage trifft und notwendig leichter nach den vorderen weiten Auswegen abfliefst als durch die enge und

noch dazu vorn geschlossene Bahn der Tuba. Die Festigkeit des Tubaverschlusses ist so gering, daſs er das Ausweichen der Luft von der Pauke gegen den Rachen nicht hindert, wohl aber seiner ventilartigen Anlage halber die umgekehrte Bewegung: das erstere geschieht, sobald der Druck der Luft in der Pauke etwas wächst, das Einströmen von der Rachenhöhle aus erfolgt dagegen nur, wenn die Tubamündung sei es durch Muskelaktion sei es aus andern Ursachen klafft, erzeugt jedoch selbst höheren Druck in der Pauke. Die groſse Intensität, mit welcher bei offener Tuba die eigne Stimme vernommen wird, erklärt sich aus denselben Gründen, wie die intensive Empfindung, welche entsteht, wenn jemand von auſsen durch ein Hörrohr in den äuſseren Gehörgang spricht. Dazu kommt, daſs bei der Zuleitung durch die Tuba eine Verstärkung der Trommelfellschwingungen durch Resonanz von den Paukenwänden sehr wohl denkbar und wahrscheinlich ist. Die von der Innenseite der Membran reflektierten Wellen werden von der Paukenwand aufs neue und zum Teil wenigstens gegen das Trommelfell zurückgeworfen, müssen dasselbe also in diesem Falle der doppelten Reflexion wegen in eben dem Sinne zu bewegen streben, wie die primäre Welle, folglich seine Bewegung verstärken. Woher es kommt, daſs durch die Tuba geleitete Töne im Gehörorgan selbst zu entstehen scheinen, während wir alle durch den äuſseren Gehörgang kommenden in der Vorstellung nach auſsen verlegen, wird unten zur Sprache kommen.

DIE SCHALLLEITUNG IM LABYRINTH.

§ 103.

Das Labyrinth stellt, wie schon oben p. 229 geschildert, einen mit Wasser gefüllten, von festen knöchernen Wänden eingeschlossenen Hohlraum von sehr komplizierter Gestalt dar. Die Knochenwandungen desselben besitzen zwei Öffnungen nach der Paukenhöhle zu, von denen die eine im Vorhof gelegene, die *fenestra ovalis*, durch die Fuſsplatte des Steigbügels mit ihrem häutigen Saum, die andre, die den Ausgang der Paukentreppe der Schnecke bildende *fenestra rotunda*, von einer Membran, der sogenannten *membrana tympani secundaria*, geschlossen wird. Innerhalb des knöchernen Labyrinths und an seine Wandungen in beschriebener Weise befestigt liegt das häutige Labyrinth mit den ihm eigentümlichen Nervenapparaten. Zu letzteren können die Schallwellen entweder in Form von Wasserwellen gelangen, welche von der Peri- und Endolymphe des Labyrinths fortgepflanzt werden, oder auch direkt als Verdichtungs- und Verdünnungswellen, welche von den festen Wandungen des knöchernen Labyrinths auf die häutigen denselben ansitzenden Nerventräger übergehen. Da der normale und allein wesentliche Weg des Schalles bei dem Menschen durch das Trommelfell und

die Gehörknöchelchen in der früher beschriebenen Weise geht, müssen wir die von den Stempelbewegungen des Steigbügels im ovalen Fenster erzeugten Wellen des Labyrinthwassers als die wesentlichen Erreger der Gehörsperception betrachten. Jede solche Welle wird und mufs sich von der Erregungsstelle, der Steigbügelplatte, aus nach allen Richtungen fortpflanzen, alle Teile des Labyrinthes durchlaufen, nicht allein Vorhof und halbzirkelförmige Kanäle, sondern notwendig auch den ganzen Schneckenkanal, indem sie vom Vorhof, die Vorhofstreppe entlang fortgepflanzt und in der Spitze der Schnecke auf das Wasser der Paukentreppe übertragen, in dieser herab bis zum runden Fenster läuft, teils auch während ihres Verlaufs in der Vorhofstreppe durch den zwischen der Reissnerschen Haut und der *zona membranacea* eingeschlossenen *canalis cochlearis* hindurch dem Wasser der Paukentreppe sich mitteilt. Nur dadurch, dafs sie die Membran dieses Fensters nach aufsen spannt, dafs also das Labyrinthwasser einen nachgiebigen Teil der Wandung findet, ist überhaupt das Ausweichen des Wassers gegen die Exkursionen der Steigbügelplatte möglich. Und eben hierin besteht auch die einzige Bestimmung der Membran des runden Fensters; von einer Aufnahme von Schallwellen aus der Paukenluft durch dieselbe und Übertragung des empfangenen Stofses auf das Schneckenwasser, wie von einigen geglaubt wurde, kann keine Rede mehr sein. Mit dieser allgemeinen Darstellung ist aber keineswegs die Akustik des Labyrinths genügend aufgeklärt. Die spezielle Verfolgung der Wasserwelle, ihrer Form, Kraft, Richtung, Reflexion in den einzelnen Teilen des Labyrinths, ihres Überganges auf die membranösen Nerventräger, ihres Verhaltens gegen die Otolithen, und vor allem ihrer Einwirkungsweise auf die Nerven selbst, ist eine Aufgabe, die noch nicht erschöpfend gelöst ist.

Man hat sich vielfach bemüht Bedingungen für die Resonanz in den verschiedenen Abteilungen des Labyrinths aufzufinden, um eine Verstärkung der Schallwellen, wie man sie immer als notwendig vorausgesetzt hat, als wirklich gegeben zu erweisen. Ist nun schon im allgemeinen die Richtigkeit dieser Voraussetzung sehr zweifelhaft, im Gegenteil augenscheinlich, dafs an manchen Teilen des Schallleitungsapparates die Bedingungen zur Resonanz, wo dieselbe störend sein würde, geradezu vermieden sind, so ist ganz besonders auch im Labyrinth sehr fraglich, ob hier eine Resonanz durch bestimmte Form- und Anordnungsverhältnisse beabsichtigt worden ist, ob nicht im Gegenteil das Anbringen einer Anzahl langer gebogener Kanäle, welche sämtlich von dem Raume, in welchem die Wasserwelle erzeugt wird, ausgehen, den Zweck hat, der Welle vielfache Auswege zu eröffnen, um eine störende Reflexion von einer rings geschlossenen Wand zu vermeiden. Die Ergebnisse aller Versuche, welche J. Mueller insbesondere und Harless mit Hinblick auf die Resonanzhypothese angestellt und zu

gunsten derselben gedeutet haben, dürfen nur mit Vorsicht auf die natürlichen Verhältnisse übertragen werden. J. MUELLER wies nach, daſs ein Ton, welcher innerhalb eines mit Wasser gefüllten, wiederum in Wasser stehenden Glascylinders erzeugt wird, durch Reflexion von den Wänden verstärkt, in der Nähe der Wände intensiver gehört wird. Wären jedoch von dem Cylinder relativ ebenso weite Röhren, wie sie der Schneckenkanal und die halbzirkelförmigen Kanäle darstellen, abgegangen, wäre ferner in den Versuchen das Verhältnis der Wellenlänge zu den Dimensionen des mit Wasser gefüllten Raumes dasselbe wie in dem natürlichen Labyrinth gewesen, so fragt sich, ob seine Beobachtungen zu dem gleichen Ergebnis geführt haben würden. Daſs nur von einer Resonanz durch Reflexion, nicht aber durch Mitschwingen der knöchernen Labyrinthwände die Rede sein kann, versteht sich von selbst, ist auſserdem durch Versuche dargethan. Die spezielle Bedeutung der drei als halbzirkelförmige Kanäle bekannten gebogenen Röhren ist völlig dunkel. Thatsache ist, daſs mit Luft, in geringerem Grade auch mit Wasser gefüllte Röhren Schallwellen ungeschwächt in ihrer Achse fortleiten, und Schallwellen, die in der Achse jener Kanäle fortschreiten, müssen also notwendig zu den am Eingange derselben sich erhebenden Nervenkämmen der Ampullen gelangen; allein es bleibt trotzdem bedenklich, die Bestimmung der Kanäle in der Zuleitung der Schallwellen zu diesen Ampullen zu suchen, da letztere ja direkt und ungeschwächt vom Vorhof aus die vom Steigbügel erregten Wasserwellen empfangen, obschon wiederum der Umstand, daſs gerade die Ampullen mit besonders gearteten Nervenenden versehen sind, auf eine Beziehung jener Kanäle zu der Perception des Schalles in der denselben eignen Nervenausbreitung hinzudeuten scheint. RINNE schreibt den Kanälen eine Bedeutung zu, welche E. H. WEBER einst der Schnecke zuerteilt hatte, und läſst sie die durch die Kopfknochen geleiteten Schallwellen auffangen und dem an ihren Mündungen gelegenen Nervenapparat zuführen. RINNE stützt sich besonders auf die Form und Lagerung der drei Kanäle: letztere ist von der Art, daſs bei jedweder Richtung, in welcher die Schallwellen die Kopfknochen durchsetzen, doch einer der Kanäle in solcher Richtung der Schallwelle entgegensteht, daſs er sie mehr weniger unter rechtem Winkel und in möglichster Breite aufnimmt. Ob diese Vermutung das richtige trifft, ist zweifelhaft; bei dem Menschen, bei welchem die Schallleitung durch die Kopfknochen nur eine ganz unwesentliche Nebenleitung bildet, hat eine solche Bestimmung der halbzirkelförmigen Kanäle wenig Wahrscheinlichkeit. Die Ansicht von AUTENRIETH und KOERNER, daſs dieselben bestimmt seien, die Richtung des Schalles zur Wahrnehmung zu bringen, bedarf jetzt keiner besonderen Widerlegung mehr. Die Richtung des Schalles ist durchaus in keiner Weise Gegenstand der direkten Sinneswahrnehmung; die Richtung der erregenden äuſseren Luftwellen mag sein, welche sie wolle, der Steigbügel er-

zeugt unter allen Umständen Wasserwellen von immer gleiche Verlaufe, und kämen hier selbst von dem Gange der äufseren Welle abhängige Verlaufsschwankungen vor, so könnten wir doch auch di Richtung der Labyrinthwasserwellen unmöglich direkt wahrnehmer Endlich haben Versuche von FLOURENS[1] gezeigt, dafs die Zerstörun der häutigen Bogengänge von Folgen begleitet ist, welche einer gan andren Sphäre als derjenigen der akustischen Sinneswahrnehmunge angehören und im allgemeinen unter der Form von Schwindel erscheinungen auftreten. Hierdurch ist allerdings nicht bewiesen dafs der Nervenapparat der *cristae acusticae* überhaupt keiner Ver mittelung von Schallempfindungen fähig ist, mindestens aber de Vermutung Raum gegeben, dafs demselben noch anderweite Funktionen als rein akustische obliegen. Wir gedenken dieser Angelegenheit in der speziellen Physiologie des Acusticus (s. u. Gehirnnerven) näher zu treten.

Die Frage, in welcher Weise die Wasserwellen im Vorhofe und den Ampullen die Erregung der daselbst endigenden Acusticus fasern bewirken, und welche Rolle dabei die eigentümlichen kristal linischen Körperchen, die Otolithen, in den Vorhofssäckchen spielen, wird im folgenden Paragraphen zur Erörterung kommen.

Gehen wir zur Schallleitung der Schnecke über, so ist zu nächst vorauszuschicken, dafs die oben geschilderten Entdeckunge der freien Nervenendigung innerhalb des CORTIschen Apparats eine Anzahl von älteren Theorien die Basis entzogen haben. Solange man die percipierenden Nervenenden in der *zona ossea* des Spiral blattes vermutete, lag es nahe, als wesentlichen Leiter der Schall wellen zu denselben das knöcherne Gerüste der Schnecke zu be trachten, das Wasser des Schneckenkanals dagegen nur als zufällige Nebenleiter. Man parallelisierte daher den Modiolus und die knöchern Spiralleiste ebenso wie die Gehörknöchelchenkette mit einem Syste von parallelen Platten (Fig. 108), welche in gewissen Entfernunge voneinander auf einem senkrechten Achsenstab auf sitzen, und wandte auf dieses System das von SAVART ermittelte Gesetz an, nach welchem eine Schallwelle, welche z. B. senkrecht die untere Platte trifft, das ganze System in allen seinen Teilen in unver änderter Richtung als Verdichtungswelle durchläuft, wie die Pfeile andeuten. Fig. 109 stellt einen ver gröfserten Durchschnitt der Schnecke dar. Die Pfeile zeigen hier, wie nach dieser Anschauung eine vom Vorhof gegen die Basis treffende Schallwelle das gan System durchlaufend gedacht wird. In gleicher Weise sollten nu auch durch die Kopfknochen fortgepflanzte Schallwellen das Schnecke gerüst durchlaufen, von den Knochen aus ohne Vermittelung d

Fig. 108.

[1] FLOURENS, *Rech. expérim. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux.* 2e éd. 1842. p. 438, u. *Comptes rendus.* 1861. T. LII. p. 643.

Labyrinthwassers direkt an die Nerven übergehen; wie bereits erwähnt, hat E. H. Weber[1] in der Perception der durch die Schädelknochen geleiteten Schallwellen die wesentliche Bestimmung der Schnecke gesucht. Allein, so unbestreitbar die Thatsache ist, daſs der geringe Teil der Schallbewegung, welchen das Wasser beim Antreffen der Welle an die feste Schneckenwand an diese abgibt, nach Savarts Gesetz den Modiolus und die Spiralleiste durchläuft, so bestimmt läſst sich jetzt behaupten, daſs in dieser Leitung durch das knöcherne Gerüst nicht die Bestimmung der Schnecke liegt, daſs vielleicht diese geringe Schallbewegung die Nervenenden gar nicht in einer zur Erregung geeigneten Weise und Stärke erreicht. Die Nervenenden liegen nicht auf der *zona ossea* auf, so daſs sich deren Erschütterungen durch Schallwellen unmittelbar auf sie fortpflanzen könnten, sondern, wie wir gesehen haben, auf der *zona membranacea*, und zwar nicht auf dieselbe aufgewachsen oder in die häutige Platte selbst hineingewachsen, sondern, wie die neueren Untersuchungen dargethan haben, oberhalb derselben, wahrscheinlich zum Teil eingeklemmt zwischen die Glieder des komplizierten Mechanismus des Cortischen Organs, vielleicht auch in direktem Zusammenhang mit gewissen dazu gerechneten Gebilden. Ed. Weber hat schon vor der Entdeckung der wahren Nervenenden aus dem Umstand, daſs die Öffnung, durch welche an der Spitze der Schnecke Vorhofs- und Paukentreppe kommunizieren, sehr klein ist, den Schluſs gezogen, daſs ein Teil der in der Vorhofstreppe sich fortpflanzenden Wasserwellen durch die *zona membranacea* hindurch auf die Paukentreppe übergeht, an deren Fuſs sich die ausweichende Membran befindet. Jedenfalls erscheinen jetzt die percipierenden Enden des Schneckennerven nicht günstiger gegen die Schwingungen der Kopfknochen gestellt als die der Vorhofsnerven, welche ebenso mittelbar mit den festen Wänden zusammenhängen.

Fig. 109.



Eine genaue physikalische Analyse der Wellenbewegung des Schneckenwassers, ihrer Form-, Intensitäts- und Reflexionsverhältnisse ist noch nicht ausführbar, die Exaktheit einer solchen kann nur illusorisch sein. Rinne[2] hat einen Versuch der Art gemacht, allein die Anwendbarkeit seiner theoretischen und schematischen Erörterungen auf die Wellen der Schnecke dünkt uns in manchen

[1] E. H. Weber, *De utilitate cochleae in organo auditus. Annot. anatomicae et physiologicae* 1827. p. 25.
[2] Rinne, a. a. O. p. 56.

Punkten zweifelhaft: die wirkliche Schallbewegung in dem Schne
kanale ist wahrscheinlich viel einfacher, im Wesen eben nur ein
fache in der Richtung des Kanals fortschreitende Wasser
welche in jeder Beziehung ein genaues Spiegelbild der sie
lassenden Trommelfellschwingung, mithin auch der diese erreg
Schallbewegung der äufseren Luft und in letzter Instanz
Schwingungen des tonerzeugenden Körpers ist. Es liegt nu
der Hand, dafs eine solche den Vorhofskanal entlang sich
pflanzende Wasserwelle auf ihrem ganzen Wege durch die
REISSNERsche Membran hindurch sich dem Wasser, welche
mittleren nerventragenden Schneckenkanal erfüllt, mitteilen
durch das häutige Blatt der Spiralleiste an die Paukentreppe
gehen wird. Letzteres ist insofern gleichgültig, als dieser Übe
auf das Wasser der Paukentreppe, welcher wegen der Lage
ausweichenden Membran des runden Fensters am Fufse dem
absolut notwendig ist, auch in der Spitze der Schnecke, wo
Treppen kommunizieren, vor sich gehen kann. Der physiol
wirksame Teil der Schallwelle ist selbstverständlich nur derj
welcher im mittleren Schneckenkanal zu den in demselben enthal
Nervenenden und ihren Hilfsapparaten gelangt.

Wozu, fragen wir, ist die Schnecke überhaupt vorha
Warum genügen zur Schallperception nicht die Perceptionsmec
men in Vorhof und Ampullen? Welche spezifische Leistun
sie vor letzteren voraus? Dafs in der That eine solche vorhande
dafür spricht schon die auffällige Differenz der Anordnung und
struktion der fraglichen Mechanismen in ihr gegenüber derjenige
Vorhofs. Die regelmäfsige klaviaturartige Nebeneinanderlagerun
selben auf einer etwa 33 mm langen Leiste in der Richtun
Wellenverlaufs mufs eine bestimmte Bedeutung haben. Eine
thetische, aber im höchsten Grade plausible Interpretatio
Zweckes dieser eigentümlichen Schneckeneinrichtung hat
HELMHOLTZ auf die Ergebnisse seiner epochemachenden Analy
Gehörsempfindungen begründet, wenn auch bereits vor ihm di
Hypothese vermutungsweise, aber ohne genügende thatsächlich
lege, ausgesprochen worden war. Es ist die Schnecke das mu
lische Gehörorgan, bestimmt die Wahrnehmung der Töne
schiedener Höhe zu vermitteln, einen gemischten Schallwell
welcher einer Kombination mehrerer gleichzeitiger einfacher Tön
schiedener Höhe entspricht, in seine Komponenten zu zerlegen u
das Zustandekommen einer für jede derselben charakteristischen
empfindung zu ermöglichen. Das CORTIsche Organ ist eine Klav
mit etwa 3800 Tasten, von denen jede bei ihrer Ansprache
besondere Nervenfaser erregt und dadurch eine Tonempfindun
stimmter Höhe erzeugt, von denen ferner jede eben nur durch
dieser Tonhöhe entsprechende Schallbewegung angesprochen
wie wir im folgenden genauer erörtern werden.

DIE GEHÖRSEMPFINDUNGEN.

§ 104.

Erregung des Hörnerven. Wir haben den äußeren
den Acusticus, die Schallbewegung, durch alle leitenden
ɔis zu ihrer Umsetzung in eine Wasserwelle verfolgt. Es
ob diese Wasserwelle das letzte Glied der Kette physischer
;en ist, welche zwischen dem Nervenprozeß und den Ver-
vellen der äußeren Luft interponiert sind, ob sie direkt
ttelbar den Nervenerregungsprozeß auslöst und in welcher
e denselben erzeugt, oder ob sie vielleicht zunächst
rweitige Bewegung (inneren Sinnesreiz) hervorruft, durch
ie nur mittelbar erregend auf die Acusticusenden
ie Antwort hängt von den anatomischen Verhältnissen der
len ab. Alle Aufklärungen, welche die Neuzeit über die-
ɔracht hat, weisen unzweifelhaft darauf hin, daß es sich in
en des Perceptionsapparates um eine mechanische Rei-
Hörnervenenden durch die von der Schallbewegung er-
Teilchen des Labyrinthwassers handelt. Überall sind die
ıenden mit Vorrichtungen in Verbindung, welche durch
haffenheit und Lagerung unzweideutig die Bestimmung
selbst durch die Schallwellen in Bewegung gesetzt zu
ıd durch ihre Bewegung den Nerven mechanisch zu erregen.
mpullen ragen aus dem die Nervenenden umschließenden
ınge steife elastische Borsten, rechtwinkelig zur Richtung
n gestellt, in das schallleitende Wasser. Jede Vor- und
verschiebung der sie umgebenden Wasserteilchen muß
htbeweglichen Borsten in pendelartige Schwingungen um
Epithelzellen aufsitzende Basis versetzen. Man darf dem-
einigem Grunde vermuten, daß die mechanischen Er-
gen, welche hierbei die Zellkörper selbst und die mit
r Wahrscheinlichkeit nach stets innig zusammenhängenden
len erleiden, den Reiz ausmachen werden, welcher den
Leitungsprozeß auslöst. Welche Aufgabe die Otolithen
hofssäckchen zu erfüllen haben, ist schwer zu sagen.
igen sollen sie dazu bestimmt sein, den mechanischen
Schallwellen zu verstärken, und zwar derart, daß sie
ıer Weise wie Sand von einer schwingenden Membran von
rierenden Unterlage abgeworfen und wieder aufgefangen
ei jeder solchen Bewegung aber notwendig einen reizenden
die Nervenenden ausüben[1], nach andern sollen sie da-
rade umgekehrt als Schalldämpfer wirken. Letztere An-
scheint uns den Vorzug zu verdienen, weil direkte Be-
en an den Gehörblasen niederer Tiere (Heteropoden) er-

[1] IV. Aufl. dieses Lehrb. 1864. Bd. II. p. 148.

geben haben[1], dafs hier besondere Zellen existieren, deren lange steife Wimpern sich unter dem Einflusse stärkerer Schallreize blitzgeschwind emporrichten und den Otolithen fest gegen eine Gruppe andersartiger den Borstenzellen höherer Tierklassen homolog zu erachtender Zellgebilde pressen. Nicht so einfach und klar zutagetretend sind die Bedingungen der mechanischen Reizung in der Schnecke; indessen hat sich die zuerst von M. SCHULTZE als Vermutung ausgesprochene, von HELMHOLTZ näher ausgeführte und begründete Annahme, dafs der CORTIsche Apparat ein System von mechanischen Reizapparaten darstelle, sehr schnell eine grofse Zahl von Anhängern erworben. Die ursprüngliche Idee, nach welcher die Schallwellen namentlich die äufseren elastischen Pfeiler des CORTIschen Bogenapparats in Schwingungen und hierdurch mittelbar die benachbart gelegenen Nervenendzellen in Erregung versetzen sollten, ist von HELMHOLTZ freilich den anatomischen Einwänden HASSES und HENSENS gegenüber aufgegeben worden.[2] Statt dessen glaubt er aber die saitenähnlich ausgespannten Fasern der *membrana basilaris* als die mitschwingenden Schneckenteile ansprechen zu dürfen, welche ihre Vibrationen zunächst den Bögen und durch diese schliefslich den Endzellen übermitteln. Ist dem wirklich so, so mufs weiter vorausgesetzt werden, dafs diese von den Schallwellen veranlafsten Mitschwingungen die Schallwellen selbst an Dauer mindestens nicht merklich übertreffen dürfen, d. h. dafs die Fasern der *membrana basilaris* nicht, wie in Mitschwingung versetzte Stimmgabeln, lange nachschwingen dürfen; denn im entgegengesetzten Falle würde die Erregung des Hörnerven den äufseren Reiz so lange überdauern, als die Nachschwingungen anhielten, und alle die sinnreichen Hilfsmittel, die wir in den äufseren Schallleitungsapparaten zur Dämpfung der Nachschwingungen angebracht fanden, wären umsonst vorhanden. Vom Zweckmäfsigkeitsstandpunkte aus liefse sich sogar eine möglichst genaue zeitliche Übereinstimmung von Reiz- und Resonanzdauer erwarten, damit unser Gehörssinn uns richtig über die zeitlichen Verhältnisse der äufseren Bewegungen, zu deren Wahrnehmung er bestimmt ist, belehren könne, was er thatsächlich ebenso sicher vollführt, als sich thatsächlich beweisen läfst, dafs eine erhebliche Nachdauer der Empfindung nicht stattfindet. Denn wäre eine solche vorhanden, so würden wir aufser stande sein die beiden in raschem Wechsel alternierenden Töne eines Trillers gesondert aufzufassen; die Empfindung des einen Tones würde noch andauern, wenn die des zweiten begänne, und so würden beide Empfindungen ineinander fliefsen. In Wirklichkeit tritt aber eine solche Verschmelzung der Trillertöne erst bei einer

[1] Vgl. CLAUS, a. a. O. dieses Lehrb. p. 231.

[2] Vgl. HASSE, *Die Schnecke der Vögel*. Leipzig 1866. — HENSEN, *Ztschr. f. wiss. Zoologie*. 1863. Bd. XIII. p. 181. — HELMHOLTZ, *Verhandl. d. naturhistor. med. Vereins zu Heidelberg*. 18[illegible]. Bd. V. p. 33.

mlich beträchtlichen Geschwindigkeit des Wechsels und mit be-
derer Deutlichkeit auch nur bei Trillern auf tiefen Tönen ein.
m Beweise, daſs dieses Ineinanderklingen tiefer zu rasch aufein-
lerfolgender Töne nicht auf einer objektiven Deckung der den
llertönen entsprechenden Schallwellen beruhen kann, macht
LMHOLTZ geltend, daſs die in Rede stehende akustische Er-
einung sich an allen musikalischen Instrumenten gleichmäſsig
ıstatieren lieſse, und zeigt weiter, wie dieselbe auch nicht durch
chschwingungen der äuſseren Schallleitungsapparate, insbesondere
Trommelfells, bedingt werde, sondern höchst wahrscheinlich in
kurzen, aber unter den bezeichneten Bedingungen merklich
rdenden Nachschwingungen der als Nervenerreger gedachten Fasern
r *membrana basilaris* ihre Erklärung finde. Daraus folgt aber ferner,
ſs es verschiedene solche Fasern sein müssen, welche
ırch Töne verschiedener Höhe in Mitschwingung versetzt
e Perception der betreffenden Töne durch die Erregung
r mit ihnen verbundenen Nervenenden vermitteln, daſs
o für jede Tonempfindung von bestimmter Höhe ein besonderer Er-
gungsapparat und eine besondere Nervenbahn vorhanden ist. Denn
ire es immer derselbe elastische Körper, welcher, durch alle
glichen Töne verschiedener Höhe in Mitschwingung versetzt,
chklänge, so könnte er immer nur in einem und demselben Ton,
nem Eigenton, nachklingen. Prüfen wir jetzt auf dieses zunächst
n theoretische Ergebnis hin die anatomischen Verhältnisse des
RTIschen Organs, so wird namentlich eine von HENSEN zuerst be-
rkte Thatsache höchster Berücksichtigung wert, die von der
sis bis zur Spitze der Schnecke allmählich wachsende
eite der *membrana basilaris*. Denn unter der Annahme,
ſs die letztere vorzugsweise in transversaler Richtung von
r *lamina spiralis ossea* gegen das *ligamentum spirale* hin
l. Fig. 99) angespannt wäre, fast unmerklich dagegen in
er dazu senkrechten den Wandungen des Schneckenkanals
rallelen Richtung, darf man sie, wie HELMHOLTZ durch
chnung belegt hat, vom physikalischen Gesichtspunkte aus
em System dicht nebeneinander ausgespannter gesonderter
iten gleich erachten, von welchen also die kürzeren in der
hneckenbasis befindlichen nur auf bestimmte höhere, die längeren in
r Schneckenspitze enthaltenen auf bestimmte tiefere Töne resonieren
rden. In Übereinstimmung damit findet sich denn auch die An-
be[1], daſs Hunde, deren Schnecke auf operativem Wege ver-
tmmelt worden war, sich für tiefe Töne unempfänglich zeigten,
nn die Schneckenspitze, für hohe, wenn die Schneckenbasis den
störenden Eingriff erfahren hatte. Besteht nun die Aufgabe
r CORTIschen Bögen wirklich darin, die Schwingungen der *mem-*
ma basilaris auf die ihnen anliegenden Nervenendzellen zu über-

[1] BAGINSKI, *Sitzber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1883. 2. Hlfte. p. 685.

tragen, so ergibt ihre ungefähr auf 3800 geschätzte Zahl, dafs die *lamina membranacea* einer Skala von 3800 verschiedenen Tonhöhen entsprechen würde, deren Intervalle allerdings bei den geringen Längendifferenzen der aneinandergrenzenden Membranabteilungen nur sehr unbedeutend sein können. Rechnet man mit HELMHOLTZ von den 3800 Fasern 200 ab für die aufserhalb der musikalischen Grenzen liegenden höchsten und tiefsten Töne, deren Höhe von unserm Ohr sehr unvollkommen aufgefafst wird, so würden für die sieben Oktaven der musikalischen Instrumente 3600, also für jede Oktave 500, für jeden halben Ton 38 Fasern bleiben. Innerhalb des Intervalls eines halben Tones finden sich hiernach Vorkehrungen in unserm Ohr, um 38 Abstufungen der Tonhöhe, also noch sehr geringe Differenzen von Schwingungszahlen mittels der Ansprache besonderer Mitschwingungsapparate aufzufassen. In der That unterscheiden geübte Musiker noch zwei Töne als verschieden hoch, die um $^1/_{33}$ eines halben Tones auseinander liegen, ja nach E. H. WEBER auch noch solche, deren Höhendifferenz nur $^1/_{64}$ eines halben Tones beträgt, was sich nach HELMHOLTZ daraus erklären läfst, dafs ein Ton, dessen Höhe zwischen den Eigentönen zweier benachbarten CORTIschen Fasern liegt, beide in Mitschwingung versetzt, diejenige stärker, deren Eigenton er näher liegt, deren Empfindungseffekt wir daher auch der Beurteilung seiner Höhe zu Grunde legen werden. Überhaupt müssen wir hinzufügen, dafs nicht etwa jedes kleine Segment der *membrana basilaris* ausschliefslich durch diejenigen Töne, deren Schwingungszahl absolut genau mit der seinigen zusammenfällt, in Mitschwingung versetzt werden wird, sondern auch noch durch solche, deren Höhe etwas unter oder über der seines Eigentons liegt; aber die Intensität der Mitschwingungen wird nur für den genau entsprechenden Ton eine beträchtliche sein und sehr rasch abnehmen, je mehr der erregende Ton sich von der Stimmung des resonierenden Elements entfernt.

Die Bedeutung, welche die HELMHOLTZsche Hypothese für das Verständnis der Gehörswahrnehmungen hat, beruht, wie aus dem folgenden Paragraphen noch klarer einleuchten wird, im wesentlichen auf der Ausmittelung von Momenten, welche die Annahme separater Perceptionsapparate und Nervenfasern für die Tonempfindungen verschiedener Höhe begünstigen. Ob die Hypothese in ihrer jetzigen Form auf die Dauer genügen wird, kann zweifelhaft erscheinen, da sie über den akustischen Wert gewisser histologischer Verhältnisse, insbesondere des Borsten- oder Stäbchenbesatzes der Gehörzellen, gar keine Auskunft erteilt.

§ 105.

Die Klangempfindungen. Bereits in der Einleitung wurde vorausgeschickt, dafs sich die durch das Ohr vermittelten Empfindungen in zwei Klassen trennen, in Geräusche und

länge. Früher unterschied man allgemein zwischen Geräuschen
nd Tönen, eine Einteilung, die wir auch jetzt noch festhalten dürfen,
enn wir nur dabei uns erinnern, daſs die meisten Empfindungen,
ie man sonst als einfache Tonempfindungen betrachtete, Kom-
inationen mehrerer gleichzeitiger einfacher Tonempfindungen dar-
ellen. Nach HELMHOLTZ beschränkt man jetzt die Bezeichnung
on auf eine bestimmte durch die Art der erregenden äuſseren
challbewegung scharf charakterisierte Art von Klangempfindungen,
elche gewissermaſsen die elementare Form derselben ausmacht.

Wie bei den übrigen Sinnesempfindungen, so ist auch hier eine
uf bestimmte Merkmale der Empfindungen selbst gestützte Defi-
ition der beiden Klassen von Schallempfindungen unmöglich. Wir
önnen allerdings angeben, daſs die Klänge durch ihr *gleich-
äſsiges Fortbestehen in derselben Qualität* von den meisten
eräuschen, bei welchen ein fortwährender rascher und unregel-
äſsiger Wechsel der Empfindungsqualität stattfindet, sich unter-
cheiden. Allein diese Charakterisierung beider Arten von Gehörs-
mpfindungen trifft den Kern der Sache nicht; wir müssen daher auch
ier zu einer mittelbaren Bezeichnung der Empfindungen durch die
Beschaffenheit der sie erregenden äuſseren Ursachen unsre Zuflucht
nehmen. Die genaue Darstellung der Natur und Gesetze dieser Ur-
sachen, der Schallbewegungen, ist Gegenstand der Physik; hier kann
natürlich nur eine kurze Skizze derjenigen physikalischen Lehrsätze,
an welche wir unsre physiologischen Erörterungen unmittelbar an-
zulehnen haben, gegeben werden.

Die Unterscheidung der Klänge und Geräusche nach der Be-
schaffenheit der äuſseren Ursachen lautet folgendermaſsen: *Klang-
empfindungen werden erzeugt durch regelmäſsige perio-
dische Bewegungen, Schwingungen, der tongebenden
äuſseren Körper, Geräusche durch unregelmäſsige nicht
periodische Bewegungen.* Periodische Bewegungen sind solche,
bei denen ein Körper innerhalb gleicher sich folgender Zeitabschnitte
immer die gleiche Veränderung seiner Lage oder Form wiederholt.
Eine periodische Bewegung hat also z. B. die angeschlagene Stimm-
gabel, deren Zinken genau nach demselben Gesetze wie ein Pendel
um ihre Ruhelage hin- und herschwingen, und zu jedem solchen
Hin- und Hergang, jeder einzelnen Schwingung, genau die gleiche
Zeit verbrauchen. Eine periodische Bewegung führt ferner eine an
ihren zwei Enden befestigte gespannte Saite aus, wenn sie durch
Zerren oder Schlagen in Beugungsschwingungen versetzt oder wenn
sie mit dem Bogen gestrichen wird, in welchem letzteren Falle die Saite
von dem angedrückten Bogen ein Stück mit fortgenommen wird,
dann sich losreiſst, und infolge ihrer Elastizität schnell in ihre Ruhe-
lage zurückspringt, um vom Bogen wieder erfaſst zu werden, bis sie
aufs neue sich losreiſst u. s. f. Die Formen der Bewegung, das
Gesetz, nach welchem innerhalb einer Periode der tonangebende

Körper sich bewegt, sind, wie schon aus den angeführten Beispielen erhellt, bei den verschiedenen Arten der periodischen Bewegung, welche Klangempfindungen erzeugen, sehr verschieden; von der wichtigen akustischen Bedeutung dieser Differenzen der Schwingungsform wird alsbald die Rede sein. In welcher Weise die primären Bewegungen des tongebenden Körpers sich fortpflanzen, Natur und Gesetze der Schallwellen überhaupt und insbesondere der für das Ohr des Menschen und aller in der Luft lebenden Tiere zunächst in Betracht kommenden Luftwellen, müssen wir als aus der Physik bekannt voraussetzen. Es genügt, hier daran zu erinnern, daſs die von Nachbar zu Nachbar übertragenen Bewegungen der Luftteilchen im Verlauf der fortschreitenden Schallwelle dieselbe Periodizität wie die Bewegung des primär schwingenden Körpers, dieselbe Dauer der einzelnen Perioden, dasselbe Beschleunigungsgesetz der Bewegung zeigen. Befindet sich irgendwo im Bereich der nach allen Richtungen des Raumes vom tongebenden Körper sich ausbreitenden Luftwelle ein Ohr, so überträgt nur der in der Regel verschwindend kleine Teil schwingender Luftmoleküle, welcher an das Trommelfell grenzt, diesem seine von der Schallwelle überkommenen Erschütterungen, versetzt dieses, wie oben erörtert wurde, in Vibrationen, welche wiederum in bezug auf Form, Dauer und Stärke mit den primären Bewegungen der Schallquellen übereinstimmen und sie mit gleichen Eigenschaften den weiteren Leitungsapparaten bis zu den Hörnervenenden übergeben. Nur dieser verschwindend kleine Teil der Schallwelle wird, wie der gewöhnliche Ausdruck lautet, tönend, ebenso wie nur der unendlich kleine Teil der Schwingungen des Lichtäthers, welcher durch die engen Pupillen unsrer Augen die Netzhaut erreicht, leuchtend wird. Ohne Ohr kein Ton, ohne Auge kein Licht.

Die Klangempfindungen, welche durch die periodischen Erschütterungen der äuſseren Körper hervorgerufen werden, unterscheiden sich untereinander durch ihre Intensität, durch ihre Höhe und endlich durch ihre Klangfarbe; alle drei Differenzen sind in bestimmten Verschiedenheiten der reizenden objektiven Schallbewegung ursächlich begründet. Die Intensität der Klangempfindung hängt von der Gröſse der Exkursionen, welche die schwingenden Teilchen ausführen, von der Amplitude der Schwingungen, ab. Je weiter die gespannte Saite beim Anstoſs aus ihrer Gleichgewichtslage abgelenkt wird, je gröſser daher der Weg, den ihre Teilchen beim Schwingen um die Ruhelage zurücklegen, je gröſser der Bogen, welchen die Zinken der angestoſsenen Stimmgabel beschreiben, desto stärker sind die in uns erregten Empfindungen. Wenn die Schwingungen der einmal angestoſsenen Saite oder Stimmgabel, wie wir bei ersterer schon mit dem Auge unmittelbar wahrnehmen können, allmählich immer kleiner werden, so nimmt auch die Stärke des Klanges allmählich bis zu Null ab, der Ton verklingt. Wir hören ferner den Klang eines tongebenden Körpers um so schwächer, je

ter unser Ohr von demselben entfernt ist, weil die Amplitude der Exsionen der Luftteilchen, welche die fortschreitende Schallwelle ergt, nach bekannten physikalischen Gesetzen mit der Entfernung der Schallwelle abnimmt. Dafs auch gewisse im Schallleitungshanismus des Ohres selbst gelegene Momente auf die Intensität Empfindung bei gleicher Stärke der äufseren Schallbewegung immend einwirken, geht schon aus dem hervor, was wir über Wirkung der Trommelfellspannung erörterten. Endlich ist sicher h die Erregbarkeit des Hörnerven eine variable Gröfse, von welcher Stärke der Empfindungen innerhalb gewisser Grenzen abhängt.

Ein direktes Mafs für die Stärke der Klangempfindungen tzen wir ebensowenig, als für irgend welche andre Sinnesemdung. Indem wir auf die allgemeinen Erörterungen über die sungen der Empfindung in der Einleitung verweisen, erinnern hier daran, dafs wir allerdings zwei gleichzeitige oder besser noch i aufeinander folgende Klangempfindungen ziemlich genau hintlich ihrer relativen Stärke vergleichen können, besonders wenn sie gleicher Höhe und Klangfarbe sind, dafs wir bis zu gewissen Grenzerenzen der objektiven Schallstärken herab zu unterscheiden vergen, welche der beiden verglichenen Empfindungen die stärkere, che die schwächere ist, dafs wir aber das richtig geschätzte ensitätsverhältnis nicht unmittelbar in absoluten Zahlenwerten zudrücken vermögen. Der indirekte Weg, auf welchem FECHNER Hilfe des von ihm formulierten WEBERschen Gesetzes (s. o. 130) wenigstens ein relatives Mafs zu gewinnen trachtete, hat ir nach den Versuchen zahlreicher Beobachter [1] eine vollidige Bestätigung jenes Gesetzes ergeben, und es hätte nach also die Grenze des Unterscheidungsvermögens für veredene Schallstärken einen konstanten dem Verhältnis der verhenen Schallstärken zueinander entsprechenden Wert. Ob inen aus diesem Verhalten unsers Schätzungsvermögens eine Mafsiehung zwischen Reiz- und Empfindungsgröfse im Sinne des HNERschen psychophysischen Gesetzes abzuleiten ist oder nicht, fs nach dem früher Gesagten dahingestellt bleiben.

Diejenige Qualität der Klänge, welche wir mit dem Namen nhöhe bezeichnen, hängt von der Schwingungsdauer, von Zahl der Schwingungen, welche der tongebende Körper in Zeiteinheit ausführt, ab. Je gröfser die Dauer der einzelnen ioden, je geringer also die Schwingungszahl, desto tiefer ist der ofundene Ton. Eine Definition der Empfindungsqualität selbst, wir als hoch oder tief bezeichnen, läfst sich, wie schon erwähnt, nsowenig geben, als die einer süfsen oder bitteren Geschmackspfindung. Die Form der Bewegung, das Gesetz der Bewegungschleunigung zwischen zwei Periodenanfängen ist für die Höhe

[1] RENZ u. WOLF, FECHNER u. VOLKMANN, s. FECHNER, *Elemente d. Psychophysik* 1860. I. p. 176. — FISCHER, WUNDTs *philosoph. Studien*. 1883. Bd. I. p. 495. — R. VIERORDT. hr. *f. Biologie*. 1881. Bd. XVII. p. 361.

des Tones vollkommen gleichgültig. Die Erhöhung und Vertiefung der Tonempfindung mit der Verkürzung und der Verlängerung der Schwingungsdauer ist jedoch keine unbegrenzte; es gibt eine obere und untere Grenze, d. h. sowohl wenn die Schwingungsdauer unter eine gewisse Grenze herabsinkt, als wenn sie eine gewisse Zeitgröfse übersteigt, kommt gar keine Tonempfindung mehr zustande; mit andern Worten: zur Erregung der Hörnervenenden ist eine periodische Erschütterung von nicht zu geringer und nicht zu grofser Dauer der Perioden erforderlich. Die Zeitgröfsen der letzteren, welche nach oben und unten die Hörfähigkeit für Töne bestimmen, unterliegen individuellen Schwankungen. Nach SAVART entspricht der tiefste wahrnehmbare Ton einer Anzahl von 14—16 Perioden in der Sekunde, der höchste noch wahrnehmbare Ton soll nach DESPRETZ bei etwa 38000 Schwingungen in der Sekunde entstehen; andre[1] haben diese Grenze noch weiter hinausgeschoben, andre weniger weit. Weswegen Vibrationen von noch längerer oder noch kürzerer Dauer, als den gefundenen Grenzwerten gemäfs ist, keine Tonempfindung verursachen, ist nicht sicher ermittelt; es ist zweifelhaft, ob zu rasch oder zu langsam sich folgende Erschütterungen überhaupt keine Erregung der Nervenenden bewirken[2], oder ob der Mechanismus der Schallleitung die Fortpflanzung von Schwingungen, deren Zeitdauer entweder ein gewisses Mafs überschreitet oder unter demselben zurückbleibt, vielleicht versagt. Zwischen den angegebenen Grenzen existiert eine enorme Anzahl wahrnehmbarer Töne von verschiedener Höhe, insofern die Tonhöhe mit der kleinsten Änderung der Periodendauer steigt oder fällt. Das Unterscheidungsvermögen des Ohres für solche Höhedifferenzen ist jedoch nicht unbeschränkt; wenn zwei Töne als verschieden hoch erkannt werden sollen, mufs die Differenz der ihnen zukommenden Schwingungszahlen nicht unter ein gewisses Mafs herabsinken. Das Unterscheidungsvermögen kann durch Übung verfeinert werden; nach SEEBECK erkennt ein geübtes Ohr zwei Töne noch als verschieden hoch, von welchen der eine 1200 Perioden, der andre 1201 Perioden in der Sekunde zählt. Dafs die Begrenzung des Unterscheidungsvermögens wahrscheinlich für jedes Ohr eine feste, durch die Zahl und Stimmung der die Perception durch Mitschwingung vermittelnden Schneckenteile bedingte ist, haben wir im vorhergehenden Paragraphen besprochen. Ob auf die Feinheit des Unterscheidungsvermögens verschiedener Tonhöhen das WEBERsche Gesetz Anwendung findet, d. h. ob bei allen möglichen Tonhöhen (Schwingungszahlen) die Grenze der Unterscheidung vom nächst höheren oder tieferen Tone durch das gleiche Verhältnis der Schwingungszahlen ausgedrückt wird, ist nach PREYER zu verneinen.

Eine einzige Schwingung genügt nicht zur Erzeugung einer Tonempfindung; es müssen sich mindestens zwei der-

[1] Vgl. PREYER, *Über d. Grenzen d. Tonwahrnehmung.* PREYERs *physiol. Abhandl.* I. Heft. Jena 1876.

[2] Vgl. dieses Lehrbuch. 7. Aufl. Bd. I. p. 581.

selben hintereinander folgen. Der Beweis hierfür läſst sich mittels der bekannten physikalischen Apparate, der Sirene oder des SAVART-schen Zahnrades, führen. Benutzt man ein solches mit 2000 Zähnen und erteilt ihm eine Umdrehungsgeschwindigkeit von einer Sekunde, so entsteht der 2000 ganzen Schwingungen entsprechende Ton nach SAVART[1] nicht nur, wenn sämtliche Zähne in der angegebenen Zeit bei der Stoſskante vorübergeführt werden, sondern auch, wenn man die eine ganze Radhälfte ihrer Zähne beraubt hat, und selbst dann noch bleibt der Ton erkennbar, wenn nur noch zwei benachbarte Zähne übrig gelassen worden sind. Hat man endlich alle Zähne bis auf einen einzigen entfernt, so erzeugt dessen Anstoſs freilich wohl eine Schall- aber keine Tonempfindung mehr. Bei tieferen Stimmgabeltönen von 128 und 64 Schwingungen sind nach den Angaben EXNERS[2] sogar mindestens 16,9—17,1 Schwingungen erforderlich, um eine deutliche Tonempfindung hervorzurufen.

Von der Erörterung der musikalischen Tonhöhenverhältnisse, welche gewöhnlich in den Bereich der physiologischen Betrachtungen gezogen werden, sehen wir hier gänzlich ab und verweisen auf die betreffenden Kapitel in den Lehrbüchern der Physik und theoretischen Musik.

Wir wenden uns zur Erklärung der dritten oben bezeichneten Qualität, welche wir an den Klangempfindungen unterscheiden, der sogenannten Klangfarbe. Es ist aus der täglichen Erfahrung jedem bekannt, daſs ein und derselbe Ton von bestimmter Höhe und Stärke eine Gehörsempfindung von wesentlich verschiedenem Charakter erzeugt, jenachdem er auf einem Klavier, oder auf einer Violine durch Streichen mit dem Bogen oder durch Zupfen, oder auf einer Flöte, oder auf einer Trompete u. s. w., oder endlich vom menschlichen Stimmorgan hervorgebracht wird, daſs sein Charakter bei letzterem wiederum sich ändert, jenachdem dieser oder jener Vokal gesungen wird. Die notwendig vorauszusetzenden Verschiedenheiten der äuſseren Schallbewegungen, welche diesen Differenzen der Empfindung ursächlich zu Grunde liegen, und das Wesen der letzteren selbst, d. h. die Art der Veränderung, welche die Erregung des Hörnerven und ihre Effekte bei verschiedenen Klangfarben erleiden, sind erst durch die wahrhaft klassischen Untersuchungen von HELMHOLTZ vollständig aufgeklärt worden. Allerdings war schon früher in der Physik der Lehrsatz aufgestellt worden, daſs die Klangfarbe durch das Gesetz bestimmt wird, nach welchem sich die Bewegung des tongebenden Körpers innerhalb einer Schwingungsperiode verändert, beschleunigt und verzögert, mit andern Worten, daſs sie von der Schwingungsform abhängt, welche man dadurch graphisch veranschaulichen kann, daſs man die Schwingungen in Form einer Kurve konstruiert, deren Ordinaten auf die Zeit als Abscissenachse bezogen die Entfernungen der schwingenden Teilchen von ihrer

[1] SAVART, *Annales de Chim. et de Phys.* 1830. T. XLIV. p. 337; 1831, T. XLVII. p. 69.
[2] EXNER, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 228. — Ganz entsprechende Erfahrungen wie SAVART u. EXNER erhielt auch KOHLRAUSCH, WIEDEMANNS *Annal. d. Physik.* 1880. Bd. X. p. 1.

Ruhelage in jedem sich folgenden Zeitteilchen messen. Allein dieser Lehrsatz ist weder erschöpfend d. h. alles erklärend, noch vollkommen richtig, insofern, wie HELMHOLTZ erwiesen hat, allerdings zur Erzeugung jeder verschiedenen Klangfarbe eine andre Form dieser Kurve erforderlich ist, aber doch eine sehr grofse Anzahl verschieden gestalteter Schwingungskurven sich mit einer und derselben Klangfarbe decken können. Man hatte ferner bereits früher beobachtet, dafs bei den meisten Klängen neben dem durch die Zahl der Perioden bedingten Grundton noch eine Reihe höherer Töne in verschiedener Stärke hörbar ist, allein man hatte die Bedeutung dieser Obertöne für die Klangfarbe nicht erkannt. Es war ferner auf dem Wege der Rechnung bereits festgestellt, dafs sich die Schallbewegungen, aus welchen die musikalischen Klänge hervorgehen, mathematisch zerlegen lassen in eine bestimmte Reihe einfacher Bewegungen, deren Periodenzahlen dem Grundton und einer Reihe sogenannter Obertöne desselben entsprechen. Allein erst HELMHOLTZ hat den unanfechtbaren Beweis geführt, dafs wir die Klangempfindungen im weiteren Sinne zu scheiden haben in einfache Töne und Klänge im engeren Sinne, welche letzteren zusammengesetzt sind aus den gleichzeitigen Empfindungen des Grundtons und einer Anzahl harmonischer Obertöne desselben; dafs ferner die Farbe des Klanges lediglich bestimmt wird durch die Art, Zahl und relative Stärke der mit dem Grundton kombinierten Obertöne; dafs endlich nur eine einzige Schallbewegungsform, und zwar diejenige, bei welcher der tongebende Körper nach dem Gesetz des Pendels schwingt, einfache Tonempfindungen erzeugt, dafs alle übrigen Schallbewegungen dagegen nach eben demselben Gesetze, nach welchem dieselben mathematisch in eine Reihe einfacher Schwingungen aufgelöst werden können, im Ohre faktisch in die entsprechende Reihe einfacher Bewegungen zerlegt werden, von denen jede für sich durch Erregung einer besonderen Nervenfaser eine diskrete einfache Tonempfindung erzeugt. Wir folgen in der näheren Begründung dieser Sätze der klaren von HELMHOLTZ selbst gewählten Entwickelungsmethode.

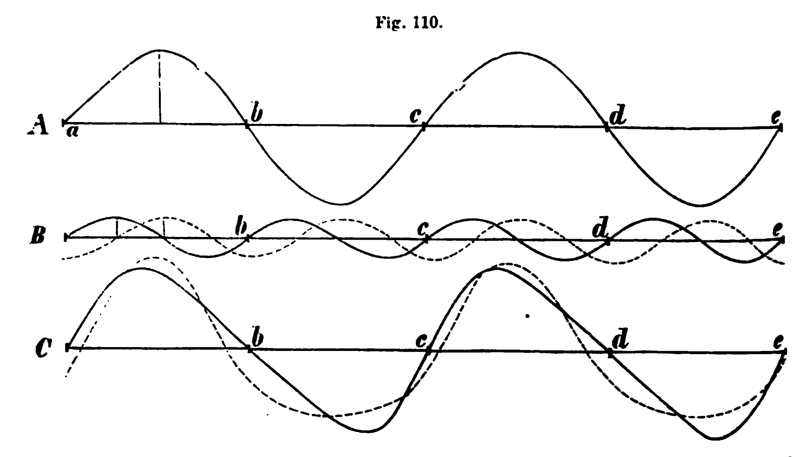
Die Fähigkeit unsers Ohres, mehrere gleichzeitig von verschiedenen Instrumenten erzeugte Klänge gleicher oder verschiedener Höhe und Stärke gesondert aufzufassen, ergibt sich aus der täglichen Erfahrung. Wir sind bekanntlich imstande, aus dem Zusammenklang einer vollen Orchestermusik jedes Instrument herauszuhören, unter der Summe gleichzeitiger Töne die Melodie, welche von einem Instrument geführt wird, zu verfolgen, oder auch aus einer Summe gleichzeitiger Töne eines Instrumentes, z. B. aus einem auf dem Klavier angeschlagenen Akkord jeden beliebigen Ton durch eine geeignete Anstrengung der Aufmerksamkeit herauszuhören. Dieses gesonderte Hören gleichzeitig erzeugter Töne erscheint unstreitig als ein Analogon der räumlichen Sonderung gleichzeitiger Tast-

der Gesichtseindrücke; allein eine konforme Erklärung dieser Sonderung durch das Ohr liegt nicht so einfach am Tage. Die räumliche Sonderung zweier Tasteindrücke kommt zustande, wenn einer derselben ganz unabhängig von dem andren auf die Haut einwirkend den Endbezirk einer andren Primitivfaser trifft als der andre, jeder also für sich durch die Erregung der betreffenden Nervenfaser eine diskrete Einzelempfindung erzeugt. Nun werden wir allerdings beweisen, daſs die gesonderte Wahrnehmung gleichzeitiger Töne ebenfalls auf der gesonderten Erregung verschiedener Acusticusfasern beruht; es fragt sich aber, wie diese gesonderte Erregung möglich ist, da doch die den gleichzeitigen Tönen entsprechenden Wellenzüge in der Luft nicht gesondert nebeneinander verlaufen, sondern sich zu einer resultierenden Schallbewegung zusammensetzen und resultierende Bewegungen des Trommelfells und des übrigen Schallleitungsapparats auslösen. Es muſs also das Ohr offenbar die Fähigkeit haben, diese resultierende Bewegung wieder in ihre Komponenten zu zerlegen.

Von welcher Beschaffenheit diese resultierende Bewegung ist, nach welchem Gesetz sich zwei von zwei verschiedenen gleichzeitigen Tönen herrührende Schallwellen zu einer resultierenden Bewegung zusammensetzen, lehrt die Physik. Die Verschiebung, welche jedes einzelne Luftteilchen unter dem gleichzeitigen Einfluſs zweier Schallwellenzüge in jedem Augenblicke erleidet, und die Geschwindigkeiten desselben sind gleich der algebraischen Summe derjenigen Verschiebungen und Geschwindigkeiten, welche ihm jeder Schallwellenzug für sich erteilt haben würde. Es findet also in der Luft dieselbe ungestörte Superposition der Schallwellen statt, wie die zweier sich kreuzender Wellensysteme auf der Oberfläche des Wassers, bei denen sie unmittelbar dem Auge wahrnehmbar ist. Die Erhebung jedes Punktes der Wasseroberfläche ist in jedem Moment gleich der Summe der Erhebungen, welche jede Welle für sich bewirkt haben würde. Treffen also an einer Stelle die Berge beider Wellen zusammen, so ist die Erhebung der betreffenden Teilchen gleich der Summe beider Berge, treffen zwei Thäler zusammen, so ist die Vertiefung gleich der Summe der beiden Thalvertiefungen; trifft der Berg der einen Welle mit dem Thale der andren zusammen, so wird die von ersterem herrührende Erhebung um die von dem Thal bewirkte Vertiefung vermindert. Genau ebenso verhält es sich mit den Veränderungen der Luft durch zwei gleichzeitige Schallwellen. Trifft an einer Luftstelle die dem Wasserwellenberg entsprechende Verdichtung eines Schallwellenzugs mit der Verdichtung eines andren zusammen, so entsteht eine der Summe beider entsprechende gröſsere Verdichtung, entsprechend addieren sich die Verdünnungen; trifft die Verdichtung der einen Welle mit der Verdünnung der andren zusammen, so wird der erstere Zustand durch den letzteren vermindert, oder, wenn beide entgegengesetzten Einflüsse gleich groſs sind, ganz aufgehoben, oder, wenn die Verdünnung überwiegt, in eine geringe Verdünnung verwandelt. Ebenso addieren sich die Gröſsen der Verschiebungen und die Geschwindigkeiten der von zwei Schallwellen gleichzeitig in Bewegung gesetzten Luftteilchen, ebenso ist die Richtung der Verschiebung eine nach dem Parallelogramm der Kräfte resultierende, wenn zwei Schallwellen dasselbe Teilchen in verschiedener Richtung zu verschieben streben. Es fragt sich nun: welche Anhaltspunkte bietet eine solche resultierende Bewegung, und zwar diejenige der verhältnismäſsig so kleinen Luftmenge, welche an das Trommelfell grenzt, dem Ohr für die Zerlegung in ihre Komponenten? Welchen charakteristischen Unterschied zeigt sie einer einfachen Tonbewegung gegenüber? Bilden die gleichzeitigen Klänge keinen konsonierenden Akkord, so wird die

zusammengesetzte Bewegung nicht mehr periodisch sein, die Luftteilchen können unter dem gleichzeitigen Einfluſs von Schallwellen, deren Periodenlängen untereinander nicht in dem Verhältnis von einfachen ganzen Zahlen stehen, nicht regelmäſsig in gleichen Zeitabschnitten sich wiederholende gleiche Bewegungen zeigen. In solchen Fällen könnte die mangelnde Periodizität der Bewegung das unterscheidende Merkmal darstellen. Allein die resultierenden Bewegungen können auch vollkommen periodisch sein, wenn die Schwingungszahlen der gleichzeitigen Töne ganze Vielfache einer und derselben Schwingungszahl sind, wenn also die Töne harmonische Obertöne desselben Grundtons sind. Bekanntlich versteht man unter harmonischen Obertönen diejenigen, welche durch die doppelte, dreifache, vierfache u. s. w. Anzahl von Schwingungen in der Zeiteinheit wie der Grundton hervorgebracht werden. Der erste Oberton ist demnach die Oktave mit der doppelten Schwingungszahl, der zweite die Quinte dieser Oktave mit der dreifachen Schwingungszahl des Grundtons, der dritte die nächst höhere Oktave, der vierte die groſse Terz dieser zweiten Oktave, der fünfte die Quinte, der sechste die Septime dieser Oktave u. s. f. Daſs die Luftteilchen unter dem gleichzeitigen Einfluſs solcher Töne in allen

Fig. 110.



möglichen Kombinationen und Intensitätsverhältnissen in rein periodische Bewegungen geraten müssen, läſst sich leicht an einem einfachen Beispiele durch eine graphische Darstellung anschaulich machen. Wir nehmen an, daſs gleichzeitig zwei Stimmgabeln angeschlagen werden, von denen die eine doppelt so viel Schwingungen in der Sekunde wie die andre macht, also den ersten Oberton, d. h. die Oktave des Tons der andren gibt. Die Stimmgabeln schwingen nach dem Gesetze des Pendels, also werden auch die von jeder für sich erzeugten Luftbewegungen nach demselben Gesetze erfolgen, und die für die letztere nach dem oben angedeuteten Prinzip konstruierten Kurven die vorstehende Gestalt haben. *A* (Fig. 110) entspricht der Luftbewegung, welche der Ton der einen, *B* der Luftbewegung, welche der Ton der zweiten Stimmgabel für sich erzeugen würde. Beginnen beide Stimmgabeln ihre Schwingungen genau in demselben Zeitteilchen, so daſs also die Anfangspunkte beider Kurven in *a* übereinander fallen, so erhalten wir durch die Addition der Ordinaten beider Kurven die in *C* durch die ausgezogene Linie dargestellte Kurve, welche die resultierende Luftbewegung unter dem gleichzeitigen Einfluſs beider Wellenzüge darstellt, und welche, wie die Betrachtung der Figur ohne weiteres ergibt, wiederum periodisch ist, d. h. in kongruente Stücke *a c* und *c e* zerfällt, deren Länge der Länge der kongruenten Stücke *a c* und *c e* von *A* gleich ist. Daſs wir die Berge von *A* oder *B* beliebig e

ien, die Thäler beliebig vertiefen können, ohne dafs die resultierende Kurve hört periodisch zu sein, ist leicht ersichtlich. Die Periodizität bleibt aber h, wenn wir die Kurve *B* gegen *A* verschieben. Nehmen wir an, dafs die mmgabel, welche die Bewegung *B* veranlafst, um eine Viertelschwingungs- ıer später als die erste Stimmgabel zu schwingen anfinge, demnach die von hervorgebrachte Luftbewegung durch die punktierte Kurve *B* auszudrücken re, so erhalten wir durch die Addition ihrer Ordinaten mit denen von *A* punktierte Kurve *C*, welche zwar eine ganz andre Form als die ausgezo ıe Kurve *C* hat, aber doch wie diese periodisch ist, in kongruente Abschnitte fällt. Kurz in allen denkbaren Fällen, in welchen ein beliebiger Ton mit irgend ıem oder mehreren seiner harmonischen Obertöne gleichzeitig erklingt, tstehen rein periodische Luftbewegungen. In der That kann nun das Ohr se zusammengesetzten Luftbewegungen zerlegen; wir sind imstande den Ton ler der beiden Stimmgabeln, die wir in unserm Beispiel als gleichzeitig er- ingend annehmen, aus dem Zusammenklang herauszuhören. Es ist demnach hon von vornherein wahrscheinlich, dafs das Ohr dieselbe Analyse auch in rselben Weise ausführen wird, wenn die gleiche zusammengesetzte Luftbe- gung von einem einzigen tongebenden Körper ausgeht, und so geschieht es ch wirklich. Die periodischen Luftbewegungen, welche durch die tongebenden hwingungen der musikalischen Instrumente hervorgebracht werden, sind sämt- h solche kombinierte Bewegungen, welche nach OHMS Regel zerlegt werden önnen in eine Vielheit einfacher pendelartiger Schwingungen, ren Schwingungszahlen ein, zwei, drei u. s. w. mal so grofs sind, als die r gegebenen Bewegung. Das Ohr führt diese Zerlegung nach dem mschen Gesetz faktisch aus, und jede der durch diese Analyse gesonderten nfachen Schwingungen erzeugt eine gesonderte Tonempfindung, deren Höhe er betreffenden Schwingungsdauer entspricht, so dafs die scheinbar einfachen Klangempfindungen aus einer Vielheit gleichzeitiger Tonempfin- ungen und zwar des Grundtons und einer Anzahl seiner harmo- ischen Obertöne zusammengesetzt sind. Ebenso wie die mathema- ische Theorie jede gegebene, einem bestimmten musikalischen Klang ent- prechende Bewegung nur in einer einzigen Weise in eine bestimmte Anzahl endelartiger Schwingungen zerlegen kann, ebenso ist auch dem Ohr ausschliefslich ine einzige Art der Auflösung in Einzelempfindungen, welche bestimmten 'artialtönen des Grundtons entsprechen, möglich.

Die Fähigkeit einen Klang in seine Partialtöne zu zerlegen, ommt nicht blofs unserm Ohre zu. Wir kennen auch einen der- elben ganz analogen physikalischen Vorgang, welcher zugleich auf ie richtige Erklärung des physiologischen führt. Die einfachen endelartigen Schwingungen, welche das Ohr als Komponenten aus er periodischen Klangbewegung sondert, können nämlich auch ob- ektiv durch gewisse von ihnen hervorgebrachte mechanische Wir- ungen zur Erscheinung gebracht werden. Diese Erscheinung t das Mittönen. Bekanntlich gerät eine gespannte Saite oder lembran leicht in tönende Mitschwingungen, wenn in ihrer Nähe er ihrem Eigenton gleiche Ton von einem andren Instrument stark ngegeben wird. Hebt man von einer Saite des Klaviers den Dämpfer ab und singt den Ton dieser Saite kräftig gegen den Resonanzboden, so klingt der Ton intensiv aus dem Klavier wieder. Dafs es die betreffende Saite ist, welche durch Mitschwingung den Nachhall erzeugt, geht daraus hervor, dafs derselbe augenblicklich ufhört, sobald man den Dämpfer fallen läfst. Es kommt das Mit-

schwingen dadurch zustande, dafs die kleinen periodischen Erschütterungen, in welche die Luft durch den gesungenen Ton versetzt wird, und deren Periode der Schwingungsdauer der Saite gleich ist, zunächst dem Resonanzboden sich mitteilen und von diesem auf die Enden der Saite übertragen werden. Eine einzelne solche Erschütterung wäre viel zu schwach, um die Saite in Bewegung zu setzen, wenn sich aber viele solche Erschütterungen folgen, summieren sich ihre Wirkungen soweit, dafs eine starke Schwingung der Saite zustande kommt. Die Mitschwingung kommt um so leichter zustande und fällt um so intensiver aus, je reiner der Ton der Saite in das Klavier gesungen wird, je genauer also die Periodendauer der auf die Saite wirkenden Erschütterungen mit der Schwingungsdauer derselben übereinstimmt. Schon bei verhältnismäfsig geringen Differenzen zwischen der Höhe des gesungenen Tons und derjenigen des Saitentons hört das Mitschwingen der Saite gänzlich auf. Solche elastische Körper, welche, wenn sie in Schwingung versetzt werden, schnell austönen, indem sie ihre Bewegung leicht an die Luft abgeben, werden leichter zum Mittönen gebracht, und zwar auch noch durch solche Lufterschütterungen, deren Periode viel mehr von der Schwingungsdauer ihres Eigentons differiert, als dies bei Saiten der Fall ist. Die Physik lehrt weiter, dafs Saiten sowohl wie Membranen nicht nur in diejenige einfachste Form der pendelartigen Schwingungen versetzt werden können, welche ihrem Grundton entspricht, bei welcher also die Saite z. B. in ihrer ganzen Länge zwischen den beiden Fixationspunkten sich hin und her beugt, sondern dafs beide (und in gleicher Weise auch andre tongebende Körper) auch noch eine Anzahl andrer höherer eigner Töne dadurch hervorbringen können, dafs sie unter Bildung von Schwingungsknoten respektive Knotenlinien in eine Anzahl selbständig für sich schwingender Abteilungen zerfallen. Bei Saiten sind diese durch Partialschwingungen hervorgebrachten höheren Töne harmonische Obertöne des Grundtons, bei gespannten Membranen sind sie meistens unharmonisch zum Grundton. Auf die erwähnte Art kann eine Saite durch einen in ihrer Mitte entstehenden Schwingungsknoten in zwei gleiche Hälften, von denen jede für sich in pendelartige Schwingungen von der halben Periodendauer der Schwingungen der ganzen Saite gerät, geteilt werden und so die Oktave des Grundtons, oder durch zwei Schwingungsknoten in drei gleiche Dritteile zerfallen und die Duodezime, oder durch drei Schwingungsknoten in vier gleiche Abschnitte geteilt die zweite Oktave des Grundtons geben u. s. f. Es werden daher Saiten wie Membranen nicht nur durch ihren Grundton in Mitschwingung versetzt, sondern auch wenn irgend einer ihrer höheren Eigentöne in der Nähe stark angegeben wird, wobei sie dann in die entsprechenden Partialschwingungen geraten. Bestreut man eine gespannte runde Membran mit Sand, so sieht man denselben bei Angabe des Grundtons durch die Total-

hwingungen der Membran abgeworfen am Rande sich sammeln, bei ngabe eines der höheren Eigentöne dagegen in den Knotenlinien sich nhäufen, welche letzteren entweder als konzentrische Kreise oder als urchmesser der Membran erscheinen. Am leichtesten und stärksten erden Membranen wie Saiten durch ihren Grundton, schwächer urch die höheren Eigentöne in Mitschwingungen versetzt, und zwar icht nur wenn ersterer für sich auf sie einwirkt, sondern auch wenn r gleichzeitig mit beliebigen andern Tönen angegeben wird, oder, nd das ist es, was uns hier interessiert, wenn in ihrer Nähe ein usammengesetzter musikalischer Klang hervorgerufen wird, in welchem er Grundton oder einer der höheren Eigentöne als Oberton ent-alten ist. Mit andern Worten: trifft die Saite oder die Membran ine periodische Lufterschütterung, welche nach OHMS Gesetz in ine bestimmte Reihe einfacher Pendelbewegungen zerlegt werden ann, so gerät sie in Mitschwingung, sobald die Periodendauer iner dieser Komponenten mit der Schwingungsdauer ihres Grund-tons oder eines ihrer höheren Eigentöne übereinstimmt. Hat man eine Reihe solcher auf Grundtöne verschiedener Höhe abgestimmter Membranen oder Saiten, und erzeugt man in deren Nähe auf einem musikalischen Instrument oder mit der eignen Stimme einen Klang, dessen vorherrschender Grundton mit dem Grundton einer jener Klang-vorrichtungen übereinstimmt, so geraten aufser dieser auch noch eine Anzahl andrer in Mitschwingung, und zwar diejenigen, deren Grund-töne oder höhere Eigentöne gewissen harmonischen Obertönen des Grundtons des Klanges entsprechen. Es sondern also die mitschwingen-den Körper aus der periodischen Luftbewegung des Klanges voll-kommen in Übereinstimmung mit der mathematischen Theorie eine Reihe einfacher pendelartiger Schwingungen aus, welche bestimmten einfachen Tönen entsprechen, und mithin ist die objektive Natur der als Bestandteile eines Klanges nachweisbaren Partialtöne durch diese von ihnen hervorgebrachte mechanische Wirkung unzweifelhaft dargethan. Es entspricht, wie HELMHOLTZ sich treffend ausdrückt, die Zerlegung einer Klangmasse durch mittönende elastische Körper in eine Summe einfacher Töne vollkommen der Zerlegung des weifsen Lichtes durch ein Prisma in die verschiedenen Farben-strahlen. Dem weifsen Licht liegt ja ebenfalls eine bestimmte Art periodischer Bewegung des hypothetischen Lichtäthers zu Grunde, bei welcher jedes Ätherteilchen nach einem bestimmten Gesetz um seine Gleichgewichtslage schwingt, und diese Bewegung wird durch das Prisma in eine Summe einfacher periodischer Be-wegungen von verschiedener Schwingungsdauer, welche zum Auge geleitet die Empfindungen der verschiedenen Farben des Spektrums erzeugen, zerlegt. Die Möglichkeit, mit Hilfe mittönender elastischer Körper eine Klangmasse objektiv in eine Summe einfacher Töne zu zerlegen, gibt die Mittel, experimentell jeden gegebenen Klang zu analysieren. Membranen und Saiten sind jedoch zu diesem Zweck

weniger geeignet, weil sie gegen schwächere Töne wenig empfindlich und ihre Mitschwingungen nicht immer leicht wahrnehmbar sind. HELMHOLTZ hat daher zur Analyse der Klänge andre Resonatoren verwendet; dieselben bestehen aus gläsernen oder metallenen Hohlkugeln mit zwei gegenüberstehenden Öffnungen, deren eine dem äufseren Gehörgang dicht angelegt wird. Die in den Kugeln eingeschlossene Luft bildet in Verbindung mit der Trommelfellmembran des Ohres ein elastisches System, welches wie eine gespannte Saite in bestimmte Schwingungen versetzt werden kann und in denselben mitschwingt, wenn Luftwellen von der gleichen Periodendauer darauf einwirken. Der so durch Mitschwingen erzeugte Eigenton des Resonators wird von dem Ohr in aufserordentlicher Stärke gehört, während alle übrigen durch die Luft des Resonators einfach fortgepflanzten Schallbewegungen nur schwache Empfindungen hervorrufen. Mit einer abgestimmten Reihe solcher Resonatoren ist es verhältnismäfsig leicht, die einen Klang konstituierenden Partialtöne aufzusuchen und ihre relative Stärke zu vergleichen.

Dafs das menschliche Ohr die Klänge ganz nach demselben Gesetz in dieselbe Reihe einfachen Pendelschwingungen entsprechender Töne zerlegt, wie dies durch mitschwingende Körper in der Aufsenwelt geschieht, läfst sich bei einem sorgfältigen Studium der eignen Klangempfindungen direkt wahrnehmen. Es gelingt bei einiger Übung und zweckmäfsiger Leitung der Aufmerksamkeit ohne weitere Hilfsmittel aus einem Klange neben dem dominierenden Grundtone wenigstens einzelne harmonische Obertöne desselben herauszuhören. Schlägt man z. B. auf einem Klavier eine bestimmte Taste an, so wird die Begleitung des betreffenden Grundtons durch seine Duodezime, d. i. den dritten Partialton, ziemlich leicht erkannt, ebenso auch das Mitklingen der Terz der zweiten Oktave, d. i. des fünften Partialtons, und allenfalls noch der Septime der zweiten Oktave, also des siebenten Partialtones; gröfsere Schwierigkeiten bieten dagegen der zweite, vierte und sechste Partialton dar, von denen die beiden ersten den zwei höheren Oktaven des Grundtons entsprechen, der letzte die Quinte der zweiten Oktave ist. Das Heraushören geht leichter von statten, wenn man sich vorher den betreffenden Ton auf dem Klavier angegeben hat, um die Qualität der Empfindung, auf welche die Seele ihre Aufmerksamkeit richten soll, derselben frisch einzuprägen. Am einfachsten läfst sich die Auflösung der Klänge in einfache Schwingungen bei dem physiologischen Vorgange des Hörens aus der Beobachtung schwingender Saiten beweisen. Bringt man eine gespannte Saite dadurch zum Tönen, dafs man sie irgendwo zupft oder schlägt, so gerät dieselbe in eine Bewegung, in welcher eine Anzahl einfacher, den Obertönen entsprechender Schwingungen enthalten ist. Der so hervorgerufene Klang ist verschieden je nach der Stelle, an welcher die Saite den Anstofs empfängt, indem, sobald letzteres an einer Stelle geschieht, wo sich der Knoten-

unkt irgend eines ihrer Obertöne befindet, in dem Klange alle die-
enigen Obertöne fehlen, für deren Pendelschwingungen daselbst
benfalls ein Knotenpunkt liegt. Schlägt man z. B. die Saite
erade in ihrer Mitte an, so fehlt der zweite, vierte, sechste u. s. w.
Oberton, schlägt man sie in einem Dritteil ihrer Länge an, so fällt
er dritte, sechste und neunte Partialton aus dem Klange weg.
Der Wegfall dieser Partialtöne läfst sich objektiv mit Hilfe der
Resonanzkugeln nachweisen; in gleicher Weise zeigt sich derselbe
ber auch bei der aufmerksamen Prüfung der Klänge mit dem
nbewaffneten Ohr. Es ist somit kein Zweifel möglich, dafs das
Ohr wirklich jeden Klang in eine Reihe einfacher Tonempfindungen
zerlegt, dafs jede Klangempfindung also aus einer Summe gleichzeitiger
Tonempfindungen besteht. Dafs für die Art der Klangfarbe ledig-
lich die Zahl und relative Stärke der sie konstituierenden Partialtöne
bestimmend ist, wird unwiderleglich dadurch erwiesen, dafs wir
einen Klang von bestimmter Farbe, wie ihn ein bestimmtes musi-
kalisches Instrument hervorbringt, künstlich zusammensetzen können,
indem wir gleichzeitig dieselben einfachen Schwingungen in der-
selben relativen Stärke erzeugen, welche die mathematische oder
die experimentale Analyse mit Resonanzkugeln als Komponenten
der Klangbewegung zeigt. Von gröfstem physiologischem Interesse
ist in dieser Beziehung die künstliche Bildung der Vokalklänge
der menschlichen Stimme, wie sie von HELMHOLTZ ausgeführt worden
ist. Jeder Vokal ist, wie in der Lehre von der Stimme näher zu
erörtern ist, ein Klang, dessen Charakter wie der aller Klänge
durch die Art und Stärke der Partialtöne bestimmt wird. Singt
man bei aufgehobenem Dämpfer auf einem bestimmten Ton einen
Vokal gegen den Resonanzboden des Klaviers, so hallt aus dem-
selben der Vokal mit seinem charakteristischen Klange deutlich
wieder, indem alle diejenigen Saiten durch die Lufterschütterung
zum Mittönen gebracht werden, deren Schwingungszahlen denen der
im Vokalklang enthaltenen einfachen Pendelschwingungen gleich
sind. Welche Partialtöne und in welcher Stärke dieselben jeden
Vokal zusammensetzen, läfst sich durch die physikalische Analyse
nach den erörterten Prinzipien ermitteln. Einfache durch Pendel-
schwingungen erzeugte Töne kann man nach HELMHOLTZ mit Stimm-
gabeln erhalten, und zwar versetzte HELMHOLTZ dieselben nach einer
hier nicht näher zu beschreibenden Methode durch intermittierende
elektrische Ströme in reine Pendelschwingungen und verstärkte die
an sich äufserst schwachen Töne in beliebig abstufbarem Grade
durch vor den Gabeln angebrachte Resonatoren, deren Luftmasse
angeblasen denselben Ton wie die zugehörige Stimmgabel gab.
Mit einem System solcher Stimmgabeln, deren Töne den Obertönen
eines bestimmten Grundtons entsprechen, setzte HELMHOLTZ alle
Vokale in ihren charakteristischen Klangfarben zusammen. Mit dem-
selben Apparat hat HELMHOLTZ ferner die wichtige Frage entschieden,

ob die Klangfarbe mit den Phasenunterschieden der einen Klang bildenden einfachen Schwingungen sich ändert. Die Bedeutung dieser Frage läfst sich am besten aus Fig. 110 (p. 288) anschaulich machen. Wir haben dort eine periodische Bewegung durch Addition zweier einfacher Schwingungen A B, von denen die eine der Oktave der andren entsprach, konstruiert, und zwar für zwei verschiedene Fälle, einmal unter der Annahme, dafs die Schwingungen B genau in dem Augenblick wie A begannen, zweitens unter der Annahme, dafs B um eine Viertelperiode später begann. Wir erhielten zwei in ihrer Form sehr abweichende Kurven, die ausgezogene und die punktierte Kurve C. Unsre Frage lautet: Bedingen diese beiden Kurven, welche jede für sich aus zwei kongruenten Kurven, aber bei verschiedenem zeitlichem Phasenverhältnis derselben, zusammengesetzt sind, die gleiche Klangempfindung? Die von HELMHOLTZ nach einer äufserst scharfsinnigen Methode gefundene Antwort lautet entschieden bejahend; die Klangfarbe ist von den Phasenunterschieden völlig unabhängig. Es leuchtet ein, dafs wir die Kurve B noch in sehr verschiedenen andern Graden gegen A auf der Abscisse verschieben können und jedesmal eine andre Form der resultierenden Kurve erhalten werden, so dafs die Zahl der möglichen Phasenunterschiede unendlich grofs wird, wenn wir eine gröfsere Anzahl von Partialtönen zu einem Klang verbinden. Alle die so zu erhaltenden verschiedenen Formen der resultierenden Bewegung erzeugen Empfindungen von völlig gleicher Klangfarbe; dieselben elementaren Schwingungen in gleichbleibender Stärke geben bei allen möglichen zeitlichen Verhältnissen ihrer Zusammensetzungen denselben Klang. Daraus ergibt sich, dafs der früher in der Akustik gültige Satz: die Klangfarbe wird durch die Schwingungsform bedingt, nicht richtig ist, indem unendlich viele verschiedene Schwingungsformen den gleichen Klang bedingen können, jede gegebene Schwingungsform aber nur einem einzigen Klange entspricht, da jede wie durch die mathematische Theorie so auch durch das Ohr nur in einer einzigen Weise in eine Summe einfacher Schwingungen zerlegt werden kann. Das Ohr nimmt von der verschiedenen Form der zusammengesetzten Bewegung nichts wahr, es zerlegt dieselbe schon vor Beginn des nervösen Thätigkeitsvorganges in ihre Elemente, und diese sind es, von denen jedes für sich und unabhängig von dem andren zu einem Empfindungselement umgesetzt wird, welches durch sein gleichzeitiges, aber isoliertes Bestehen neben andern der Gesamtempfindung dasjenige Gepräge, welches wir Klangfarbe nennen, aufdrückt.

Der so von HELMHOLTZ über allen Zweifel erhobene physiologische Lehrsatz, dafs jede Klangempfindung aus einer Vielheit für sich bestehender einfacher Tonempfindungen zusammengesetzt ist, hat darum etwas Überraschendes, weil sich der unbefangenen Wahrnehmung die meisten Klänge scheinbar so evident als etwas Ein-

ches darstellen, und selbst für den mit ihrer zusammengesetzten atur theoretisch Vertrauten die sinnliche Sonderung der Komonenten so beträchtliche Schwierigkeiten bietet. Das Überschende verliert sich jedoch völlig, wenn wir der Aufgabe unsers ehörssinns, deren Lösung er auf einem langen tausendfältigen Erhrungsweg gewonnen hat, dem Kreise von Belehrungen, welche er er Seele über die Vorgänge der Aufsenwelt zuzuführen bestimmt t, eine eingehende Würdigung schenken, wenn wir den in allen innessphären so vielfältig zutage tretenden mächtigen Einflufs der bung auf die Leistungen der Sinnesorgane berücksichtigen. Auf em Wege der Erfahrung haben wir unsre Gehörsempfindungen auslegen und zwar vor allem nach aufsen zu setzen, zu objektivieren, elernt. Die Erfahrung hat uns zu dem richtigen Schlufs gebracht, afs diejenigen Empfindungen, welche wir als einfache musikalische Klänge bezeichnen, von einfachen Tonwerkzeugen ausgehen, und amit ist der Seele auch die begreifliche Veranlassung zu ihrer einheitlichen Auffassung gegeben worden. Es fehlt ihr jede objektive Nötigung, die schwierige Sonderung der gleichzeitig vor das Bewufstsein tretenden Empfindungselemente auszuführen. Ein vollkommenes Analogon einer solchen angewöhnten Überstimmung der Sinneseindrücke durch Erfahrungsurteile werden wir in der Lehre vom Gesichtssinn kennen lernen. Der angewöhnten falschen Verschmelzung der Klangelemente entspricht vollständig das angelernte Verschmelzen der Doppelbilder beim Sehen mit zwei Augen zu einer einheitlichen Vorstellung. Die Seele begeht bei dieser Verschmelzung faktisch einen Fehler, aber einen Fehler, der die Feinheit der Leistungen ihrer Sinne nicht beeinträchtigt, im Gegenteil im Interesse der Aufgaben derselben geradezu zweckmäfsig erscheint. Eine Zerlegung der zusammengesetzten Schallbewegungen durch das Ohr findet nur soweit statt, als notwendig ist, um die verschiedenen einfachen äufseren Schallquellen, z. B. die einzelnen sprechenden Personen, voneinander zu scheiden, jeder nach dem Gehörseindruck in der Vorstellung ihre Lage im äufseren Raume anzuweisen u. s. w. Eine weitere Scheidung, eine gesonderte Auffassung der aus einer Quelle stammenden Einzelempfindungen, könnte die Seele nur in Verlegenheit setzen, sie würde jede für sich zu objektivieren versuchen und müfste sich doch jedesmal von neuem die Mühe nehmen, die eingebildeten Einzelobjekte zu einem einfachen reellen Objekt zu kombinieren. Dafs die Aufhebung einer so festgewurzelten Gewohnheit, wie die Verschmelzung bestimmter Summen von Partialtönen zu einfachen Klangwahrnehmungen, das Erlernen der Wiederauflösung derselben in ihre Elemente grofse Schwierigkeiten hat und nur durch angestrengte Übung der Aufmerksamkeit erreicht wird, kann nicht wunder nehmen, wenn wir in zahllosen Beispielen sehen, wie zäh und pedantisch die Seele an allen bei der Erziehung der Sinne eingeübten Auslegungen ihrer direkten Aussagen

festhält. Es wird ja nicht einmal in allen Fällen leicht, die Analyse von Zusammenklängen mehrerer Instrumente bis zur sicheren Scheidung der einzelnen, objektiven Klangquellen auszuführen; nur nach langer Übung erreicht das Ohr des Musikers die Fähigkeit, durch beliebige Richtung der Aufmerksamkeit sich die Stimme jedes Einzelinstruments aus einer Orchestermusik zu isolieren.

Es bleibt uns übrig, die letzte Frage zu beantworten: wie bewirkt das Ohr die Zerlegung der Klänge nach dem OHMschen Gesetz? Wo und durch welche Mechanismen wird die zusammengesetzte periodische Bewegung in einfache Pendelschwingungen, welche einfache Tonempfindungen erzeugen, aufgelöst? Wir haben die hypothetische Antwort hierauf bereits im vorhergehenden Paragraphen angedeutet. Die Zerlegung der Klangbewegung wird im Ohr nach denselben Gesetzen durch mitschwingende Körper ausgeführt wie in der Aufsenwelt. Die Schnecke des Labyrinths besitzt höchstwahrscheinlich in den Fasern der *membrana basilaris* ein fein abgestuftes System gespannter Saiten, von denen jede vermöge ihrer Länge und Spannung zu Pendelschwingungen von bestimmter Periodendauer befähigt ist und in dieselben durch Mitschwingungen gerät, sobald eine Pendelschwingung von gleicher oder nahezu gleicher Periodendauer von aufsen an sie herantritt, sei es dafs letztere isoliert dem Ohre zugeleitet wird oder als Komponente in einer zusammengesetzten periodischen Bewegung enthalten ist. Jede solche Faser reagiert demnach durch Mitschwingen lediglich auf denjenigen einfachen Ton, der mit ihrem Eigenton ganz oder nahezu im Einklang ist, überträgt ihre Bewegung einer besonderen Faser des Hörnerven und erregt diese mechanisch. Die Eigentöne benachbarter Fasern sind wahrscheinlich in ihrer Periodendauer, also ihrer Höhe nach, sehr wenig voneinander verschieden, wahrscheinlich, wie wir schon oben andeuteten, nur um einen geringen Bruchteil eines halben Tons. Daraus folgt einerseits, dafs jeder zum Ohr geleitete einfache Ton eine Anzahl solcher Fasern in Mitschwingung versetzen, also auch eine Anzahl Nervenfasern erregen wird, da absoluter Einklang zur Erzeugung der Mitschwingung nicht erforderlich ist, diejenige Faser aber am stärksten, mit welcher er genau im Einklang ist, die mit Zunahme des Abstandes mehr und mehr dissonierenden Nachbarn in schnell abnehmender Intensität. Zweitens folgt daraus, dafs dem Ohr die Bedingungen zu einer Unterscheidung sehr geringer Tonhöhedifferenzen gegeben sind, welche sich wahrscheinlich auf noch kleinere Intervalle, als solche zwischen den Eigentönen zweier benachbarten resonierenden Fasern bestehen, erstreckt. Ein Ton, der seiner Höhe nach zwischen zwei solche Eigentöne fällt, wird beide Fasern erregen, eine, deren Eigenton er näher liegt, stärker als die andre; die relative Stärke der Erregungen der beiden entsprechenden Nervenfasern kann von der Seele zur Taxierung der Tonhöhe verwendet

erden. Wir haben schon früher darauf aufmerksam gemacht, wie ichtig es ist, dafs im Schallleitungsapparat des Ohrs keine Teile orhanden sind, welche merklich nachklingen, deren Schwingungen ie sie veranlassenden äufseren Erschütterungen merklich überdauern.)ieselben Thatsachen, welche beweisen, dafs diese Nachschwingungen 1 den schallleitenden Vorbauen des Labyrinths faktisch vermieden der äufserst gering sind, beweisen auch, dafs die schallaufnehmen-en Teile der Schnecke zu derjenigen Kategorie mitschwingender Körper gehören, welche zwar leicht und selbst noch durch Töne, ie nicht absolut mit ihnen in Einklang sind, in Mitschwingungen ersetzt werden, aber ihre Bewegung schnell wieder verlieren oder wenigstens schnell bis auf eine den Hörnerven nicht mehr erregende Intensitätsstufe reduzieren. Die vorhin erwähnte Beobachtung, nach welcher die Unterscheidung der Einzeltöne eines Trillers erst bei verhältnismäfsig grofser Geschwindigkeit desselben erschwert zu werden beginnt, und nach welcher namentlich das Trillern auf tiefen Tönen von dieser Erschwerung in besonders merklichem Grade betroffen wird, deutet also auch bezüglich der Schnecke auf ein rasches Abklingen der in derselben durch Resonanz erzeugten Tonschwingungen.

Die Hypothese, dafs das Ohr für die Wahrnehmung jedes Tons verschiedener Höhe einen besonderen Erregungs- und Empfindungsapparat besitzt, und dafs die Wahrnehmung der als Tonhöhe bezeichneten Qualität des äufseren Reizes nicht auf Modifikationen des Erregungsprozesses einer und derselben Nervenfaser beruht, befriedigt in vielfacher Hinsicht. Denn sie erklärt die Möglichkeit der gesonderten Auffassung gleichzeitiger Töne, seien sie von verschiedenen Instrumenten erzeugt oder in einem Klange enthalten, und erklärt in Übereinstimmung mit den Resultaten der objektiven mechanischen Analyse durch Mitschwingen, warum das Ohr die Klangbewegungen gerade in Pendelschwingungen zerlegt.

In gutem Einklang mit ihr befinden sich ferner gewisse pathologische Fälle, bei welchen man sei es eine verringerte sei es eine gesteigerte Perceptionsfähigkeit für einzelne ganz bestimmte Töne der musikalischen Skala zu konstatieren imstande gewesen ist, während die Perceptionsfähigkeit für die übrigen Töne keine auffälligen Veränderungen erlitten hatte.[1]

Eine interessante zuerst von Fessel gemachte, später von Fechner und von v. Wittich bestätigte Beobachtung besteht darin, dafs die meisten Menschen einen und denselben Ton auf beiden Ohren nicht gleich hoch empfinden, sondern meistens mit dem rechten Ohre etwas höher hören als mit dem linken.[2] Die Differenzen sind in der Regel unbedeutend, bei v. Wittich erreichte sie jedoch nach einer Ohrentzündung das Intervall

[1] A. Magnus, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1866. Bd. II. p. 268. — V. Czerny, *Arch. f. path. Anat.* 1867. Bd. XLI. p. 299. — Moos, ebenda. Bd. XXXIX. p. 289. — Samelsohn, ebenda. 1869. Bd. XLVI. p. 509.

[2] Fessel, Poggendorffs *Annalen.* 1860. Bd. XXI. p. 189 u. 510. — Fechner, ebenda. p. 500. — v. Wittich, *Königsberger med. Jahrb.* Bd. III. p. 40.

eines halben Tones. Eine bestimmte Erklärung läfst sich nicht geben; es kann das ungleiche Verhalten beider Ohren gegen Schallwellen von gleicher Periodendauer in mehreren Momenten begründet sein. Ganz unwahrscheinlich ist die von FESSEL ausgesprochene Vermutung, dafs der äufsere Gehörgang die Periodendauer der ankommenden Luftwellen modifizieren könne. Wahrscheinlicher liegt die Ursache in den für die Wahrnehmung der Tonhöhe bestimmten Perceptionsapparaten der Schnecke, und zwar entweder in einer Verstimmung ihrer peripheren Resonanz- oder ihrer zentralen Empfindungsapparate. Im ersteren Falle würde der gleiche Ton auf beiden Ohren einander nicht entsprechende Nervenenden, im zweiten Falle zwar ihrer peripheren Lage, aber nicht ihrer psychischen Wirkung nach korrespondierende Nervenfasern erregen. Auch die Intensität der Empfindung ist, wie FECHNER nachgewiesen hat, in der Regel auf beiden Ohren ungleich; ohne dafs krankhafte Veränderungen des Schallleitungsapparates nachweisbar sind, hört bei den meisten Personen das linke Ohr eine Schallbewegung von bestimmter objektiver Stärke etwas intensiver als das rechte. KNORR[1] fand im Gegenteil bei den von ihm geprüften Personen durchschnittlich die Empfindungen des rechten Ohres intensiver. Diese Verschiedenheit kann in Verschiedenheiten der Beweglichkeit aller Schallleitungsapparate des Ohres begründet sein, ebensowohl in ungleicher Spannung des Trommelfells, als in verschiedener Beweglichkeit der Gehörknöchelchenkette, als in verschiedener Nachgiebigkeit der Membranen des ovalen und runden Fensters, als endlich in verschiedener Beweglichkeit der durch die Wasserwellen in Schwingung zu versetzenden Tetanisierapparate des Vorhofs und der Schnecke.

Die zweite Kategorie von Schallempfindungen, welche den Tönen und deren Kombinationen zu musikalischen Klängen gegenübersteht, bilden die Geräusche. Ihre indirekte der Natur der erregenden Ursachen entlehnte Charakteristik liegt, wie bereits vorausgeschickt wurde, darin, dafs sie durch nichtperiodische Bewegungen erzeugt werden. Ihrem Wesen nach unterscheiden sie sich dadurch von den Ton- und Klangempfindungen, dafs bei den meisten Geräuschen ein rascher unregelmäfsiger Wechsel der Empfindungsqualität wahrnehmbar ist. In den meisten Geräuschen, wie in dem Zischen, Brausen, Heulen, Klirren u. s. w., sind Töne oder musikalische Klänge enthalten, die sich entweder unmittelbar heraushören oder mit Hilfe von Resonatoren der Wahnehmung zugänglich machen lassen. Ja wir können Geräusche aus lauter musikalischen nicht konsonierenden Klängen zusammensetzen; die Luftbewegung, welche dabei entsteht und den Hörnerven erregt, ist eben eine nicht periodische. An welchem Orte des inneren Ohres diese Erregung stattfindet, ob in der Schnecke oder auf den *cristae* und *maculae acusticae* des Vorhofs, ist nicht zu entscheiden.[2] Letztere Annahme, welche eine Trennung zwischen ton- und geräuschpercipierenden Endorganen statuiert, hat darum viel für sich, weil sie uns ein Verständnis eröffnet für die anatomische Thatsache, dafs eine ausgebildete Schnecke nur den höheren Wirbeltieren zukommt, allen niederen Tieren fehlt. Die möglichen Arten nichtperiodischer Schallbewegungen sind zahllos und demnach auch die Zahl der möglichen

[1] KNORR. POGGENDORFFS *Annalen*. 1861. Bd. XXIII. p. 320.
[2] Vgl. S. EXNER. PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 228. — HELMHOLTZ. *Die Lehre von den Tonempfindungen*. 4. Aufl. 1877. p. 249.

eräuscharten unbegrenzt; die nähere Beschreibung einzelner be-
timmter zu bezeichnender Geräusche, und die Ermittelung der
'orm ihrer ursächlichen Bewegung hat kein Interesse für die physio-
ogische Akustik; jene so zu sagen physiologischen Geräusche, welche
ı der Sprache als Laute Verwendung finden, werden uns in andern
Kapiteln ausführlich beschäftigen.

§ 106.

Kombinationstöne, Schwebungen und subjektive Gehörs-
mpfindungen. Werden auf einem musikalischen Instrument
gleichzeitig zwei Töne verschiedener Höhe oder zwei Klänge
nit verschiedener Höhe des Grundtons stark angegeben, so hört man
ußer den beiden Grundtönen und ihren harmonischen Obertönen
noch andre Töne, deren Höhe sowohl von derjenigen der Grund-
als auch von derjenigen ihrer Obertöne im allgemeinen verschieden
ist. Es zerfallen diese mit dem Namen der Kombinationstöne
bezeichneten Töne in zwei Klassen, von denen die eine unter dem
Namen SORGEscher oder TARTINIscher Töne schon lange Zeit bekannt
war, aber früher nicht richtig erklärt wurde, die zweite von
HELMHOLTZ entdeckt und auf ihre physikalischen Bedingungen
zurückgeführt worden ist. HELMHOLTZ hat diese beiden Klassen in
Differenztöne und Summationstöne geschieden. Erstere, die
früher als SORGEsche oder TARTINIsche Töne bezeichneten, sind
solche, deren Schwingungszahl der Differenz der Schwingungszahlen
der primären Töne gleich ist, welche daher bei allen weniger als
eine Oktave betragenden Intervallen der primären Töne tiefer als
der tiefere primäre Ton erklingen. Summationstöne sind solche,
deren Schwingungszahl der Summe der Schwingungszahlen der
primären Töne gleich ist, welche daher stets höher sind als der
höhere primäre Ton.

Beispiele sind folgende. Werden gleichzeitig die Töne $\overline{c}$ und $\overline{g}$, deren
Intervall eine Quinte ist, deren Schwingungszahlen sich daher wie 2 : 3 ver-
halten, stark angegeben, so hört man als Differenzton c, dessen Schwingungs-
zahl der Differenz der Schwingungszahlen von $\overline{c}$ und $\overline{g}$, d. i. 1 gleich ist.
Als Summationston hört man in diesem Falle $\overline{\overline{e}}$, dessen Schwingungszahl der
Summe der Schwingungszahlen von $\overline{c}$ und $\overline{g}$, d. i. 5 gleich ist. Bei $\overline{c}$ und $\overline{e}$,
deren Schwingungszahlen sich wie 4 : 5 verhalten, ist der Differenzton (= 1)
die zweite tiefere Oktave von $\overline{c}$, der Summationston (= 9) $\overline{\overline{d}}$.

Da nicht nur zwei einfache primäre Töne einen Summationston
und einen Differenzton geben, sondern auch der letztere mit den
primären Tönen aufs neue einen Differenzton zweiter Ord-
nung, dieser abermals mit den primären Tönen und den Kom-
binationstönen erster Ordnung neue Differenztöne gibt u. s. f.; da
ferner bei gleichzeitiger Angabe zweier Klänge nicht allein deren

Grundton, sondern auch die harmonischen Obertöne untereinander sowohl Differenz- als Summationstöne bilden, so ist die Zahl der gleichzeitig auftretenden Kombinationstöne eine sehr beträchtliche. Die Stärke derselben ist jedoch sehr ungleich. Der stärkste, am leichtesten hörbare ist der Differenzton erster Ordnung zweier einfacher Töne oder auch zweier Klänge, besonders wenn das Intervall der in beiden Fällen gewählten Grundtöne weniger als eine Oktave beträgt; eine viel geringere Intensität wohnt dagegen den Summationstönen höherer Ordnung inne. Zur Zeit als man nur die Differenztöne kannte, schrieb man denselben eine rein subjektive Bedeutung zu, da eine objektive Ursache für diese Töne ausfindig zu machen unter der für alle Fälle angenommenen Voraussetzung einer ungestörten Superposition mehrfacher Tonwellenzüge ausgeschlossen war. YOUNG glaubte daher die Wahrnehmung der Kombinationstöne, und zwar der ihm allein bekannten Differenztöne, aus einer anderweitigen akustischen Erscheinung, den im folgenden noch näher zu erläuternden Schwebungen, erklären zu können, welche zwei nahezu gleich hohe Töne geben, wenn die einander entsprechenden Maxima ihrer Wellenzüge zusammentreffen. Die Zahl der Schwebungen ist, wie die Schwingungszahl des Differenztones, gleich der Differenz der Schwingungszahlen der Grundtöne. Geringfügige Differenzen dieser Art sollte das Ohr nur als Stöfse oder Schwebungen auffassen, gröfsere, bei welchen eine Sonderung der vorhandenen Empfindungsschwankungen im Bewufstsein unterblieb, wiederum in eine einheitliche Tonempfindung verschmelzen. Wir werden später bei der genaueren Besprechung der Schwebungen zu zeigen haben, wie wenig das thatsächliche Verhalten derselben dieser letzteren Annahme gerecht wird. Augenblicklich erscheint es jedoch von gröfserer Wichtigkeit die inneren Widersprüche der YOUNGschen Hypothese aufzudecken und die wahre Entstehungsursache der Kombinationstöne nachzuweisen. Abermals ist es HELMHOLTZ, dem wir die klärende Entscheidung verdanken. Auf der einen Seite setzte er die Mängel der YOUNGschen Hypothese auseinander, welche erstens ihrer Konzeption gemäfs nur die Differenztöne, dagegen nicht die von ihm neu ermittelten Summationstöne berücksichtigt, zweitens gar nicht erklärt, warum die Kombinationstöne nur bei starken, die Schwebungen aber auch bei den schwächsten Tönen wahrgenommen werden, drittens nur auf solche Fälle pafst, in welchen die Differenz der Schwingungszahlen klein ist; auf der andren Seite leitete er mit Hilfe der Mathematik ab, dafs eine objektive Entstehung beider Arten von Kombinationstönen gut verständlich wäre, sobald man in Erwägung zöge, dafs dieselben nur während des Zusammenklingens starker Töne, für welche die Annahme einer ungestörten Superposition der Wellenzüge keine Gültigkeit mehr besitze, auftreten. Eine ungestörte Superposition findet eben nur bei Schwingungen mit unendlich kleiner Amplitude (s.

tt, in deren Kraftgleichung, $R = a\,x + b\,x^2$, das die zweite
tenz von x führende Glied seiner verschwindenden Kleinheit
lber vernachlässigt werden darf. Ist diese Voraussetzung nicht
füllt, erreicht infolge von zu erheblichem Wachstum der
hwingungsweite auch $b\,x^2$ einen merklichen Wert, dann entstehen
ue Systeme einfacher Schwingungsbewegungen, deren
chwingungsdauer derjenigen der Kombinationstöne ent-
richt, und die Rechnung ergibt, daſs neben den Schwingungen
r beiden Grundtöne sowohl diejenigen der höheren Obertöne der-
lben als auch diejenigen der Kombinationstöne, d. h. der Differenz-
d Summationstöne erster, zweiter u. s. w. Ordnung zur Entwickelung
langen. Ein weiteres die Merklichkeit von $b\,x^2$ förderndes Moment,
e unsymmetrische Befestigung des schwingenden Massen-
unktes, findet Helmholtz in unserm Ohre durch die schräge Ein-
gung des Hammerstieles in das Trommelfell verwirklicht und auf
rund dieser Auffassung der anatomischen Verhältnisse spricht er
s aus, daſs die Kombinationstöne ihre objektive Quelle in
esonderen Schwingungen des Trommelfells und der an
emselben befestigten Gehörknöchelchenkette hätten, mit
ndern Worten, das Trommelfell schwingt dergestalt, als ob es
uſser von den Wellenzügen der beiden Grundtöne auch noch von
Vellenzügen, welche den Kombinationstönen entsprechen, getroffen
vorden wäre. Bei gewissen Instrumenten, wie der von Helmholtz
onstruierten mehrstimmigen Sirene und der Physharmonika, sind
ndessen die Kombinationstöne bereits auſserhalb des Ohres objektiv
n der schwingenden Luftmasse vorhanden. Einen experimentellen
Beweis für die objektive Existenz der Kombinationstöne in diesen
Fällen hat Helmholtz geliefert, indem er dünne Membranen durch
dieselben in Mitschwingungen versetzte.

Wir haben im vorstehenden wiederholt auf die eigentümliche
kustische Erscheinung der Schwebungen Bezug genommen. Die
Bedingungen und Ursachen ihrer Entstehung, auf welche jetzt erst
ingegangen werden kann, sind einfach und klar. Treffen unser Ohr
leichzeitig zwei einfache Töne von gleicher Höhe, so werden von
denselben die nämlichen Endapparate angesprochen, also auch die
nämlichen Acusticusfasern erregt. Die hieraus hervorgehende
Empfindung erhält darum aber noch keineswegs mit Notwendigkeit
inen verdoppelten Stärkewert, sondern schwankt je nach dem
Phasenverhältnis der beiden Reizwellen zwischen einem Maximum
und Null. Denken wir uns beide Töne gleichzeitig beginnend, so
daſs die Berge und Thäler ihrer Wellenzüge zeitlich genau aufeinander
fallen, so entsteht durch Addition beider Schwingungen eine resul-
tierende Bewegung mit der doppelten Berghöhe und der doppelten
Thaltiefe; zugleich übertrifft die durch diese Bewegung ausgelöste
Empfindung an Intensität merklich die durch einen der Töne allein
wachzurufende. Lassen wir aber die beiden Wellenzüge in der

Weise ungleichzeitig beginnen, daſs der eine um eine halbe Schwingungsdauer später als der andre anfängt, der Berg des einen Wellenzugs sich also zeitlich mit dem Thal des andern deckt und umgekehrt, so heben sich die beiden Bewegungen vollständig auf, aus der Deckung beider Schwingungskurven resultiert eine gerade Linie, die Empfindung ist demnach Null. Während der eine Wellenzug die Teilchen in der einen Richtung mit bestimmter Kraft fortzureiſsen strebt, sucht sie der andre mit gleicher Kraft in der entgegengesetzten Richtung zu bewegen, sie bleiben daher unter dem Einfluſs dieser gleichgroſsen Kräfte von entgegengesetzter Richtung in Ruhe; es kann also der seiner Stimmung nach den einzelnen Tönen entsprechende Faserzug der *membrana basilaris* nicht in Mitschwingung geraten, folglich die zugehörige Nervenfaser nicht erregt werden. Treffen dagegen zwei Wellenzüge von nicht ganz gleicher, sondern etwas verschiedener Periodendauer das Ohr, mit andern Worten: erzeugt man gleichzeitig zwei Töne von wenig verschiedener Höhe, so entsteht eine Empfindung, deren Stärke in regelmäſsigen Zwischenräumen anschwillt und wieder abnimmt; diese periodische Intensitätsänderung bezeichnet man mit dem Namen Schwebungen, die periodischen Verstärkungen der Empfindung mit dem Namen der Stöſse oder Schläge. Die Häufigkeit der Stöſse bei zwei gleichzeitigen Tönen hängt von dem Verhältnis ihrer Schwingungszahlen ab und ist der Zahl nach in gegebener Zeit gleich der Differenz der Schwingungszahlen beider Töne in derselben Zeit. Entsprechen dem einen Ton z. B. 100 Schwingungen in der Sekunde, dem andren 101, so wird das Ohr in jeder Sekunde eine Schwebung, einen Stoſs wahrnehmen.

Die Entstehung der Schwebungen überblickt man am anschaulichsten, wenn man durch Addition der den beiden Tönen entsprechenden Schwingungskurven die resultierende Bewegungskurve konstruiert; man sieht an letzterer in den Zeitteilchen, in welchen man die Stöſse hört, dadurch daſs zwei Wellen beider Töne genau aufeinander fallen, steilere Erhebungen entstehen, während in den Zwischenstrecken, dadurch daſs die Berge und Thäler beider Kurven mehr weniger gegeneinander verschoben sind und die Berge der einen durch teilweises oder vollständiges Zusammenfallen mit Thälern der andren mehr weniger erniedrigt werden, entsprechend niedrigere Ordinaten erhalten werden. Bringt man die Schwebungen anstatt durch zwei einfache Töne durch zwei Klänge hervor, deren Grundtöne wenig differierende Schwingungszahlen haben, so hört man auch Schwebungen der Obertöne, und zwar gibt der erste Oberton zwei, der zweite drei Stöſse in derselben Zeit, in welcher der Grundton einen hören läſst. Die durch Addition der Schwingungen beider Töne zu gewinnende Kurve ist der unmittelbare Ausdruck der Bewegungen derjenigen Endapparate, welche durch beide einander naheliegende Töne gleichzeitig in Mitschwingung geraten, und daher auch der Ausdruck der von der Intensität der letzteren abhängigen Empfindungsstärke. Nur wenn diese eine Bedingung erfüllt ist, wenn die beiden gleichzeitigen Töne um ein so geringes Intervall auseinander liegen, daſs ein und derselbe Faserzug der *membrana basilaris*, demnach auch eine und dieselbe Nervenfaser, oder mehrere nebeneinander liegende gleichzeitig von beiden angesprochen werden, findet eine solche Addition der Empfindungen statt, welche dem in Rede stehenden akustischen Phänomen zu Grunde liegt; liegen

lie Töne weiter auseinander, so tritt die oben erläuterte Zerlegung der resul-tierenden Bewegung durch verschiedene CORTIsche Fasern in ihre Komponenten bei ungestörtem Nebeneinanderbestehen der durch verschiedene Nervenfasern erzeugten entsprechenden Einzelempfindungen ein. Je weiter innerhalb der durch die genannte Bedingung gesteckten Grenzen die beiden Töne auseinander liegen, je mehr ihre Schwingungszahlen differieren, desto gröfser ist die von dem Differenzbetrag abhängige Anzahl der Stöfse in gegebener Zeit, desto rascher folgen sie aufeinander.

Die Frage, bis zu welcher Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge das Ohr die Stöfse gesondert wahrzunehmen imstande ist und welcher physiologische Effekt mit der Überschreitung dieser Grenze eintritt, ist durch HELMHOLTZ entscheidend beantwortet worden. Früher galt allgemein die von YOUNG aufgestellte Ansicht, dafs, wenn die Zahl der Schwebungen in der Zeiteinheit so grofs werde, wie die Minimalzahl der zur Erzeugung einer Tonempfindung erforderlichen Schwingungen eines tongebenden Körpers, auch wirklich durch sie die dieser Schwingungszahl entsprechende Tonempfindung ebenso hervorgerufen werde, wie durch primäre Schallwellen; die so entstehenden Töne sollten die Kombinationstöne, die Differenztöne, erster Ordnung, darstellen. Dafs die Erklärung der Kombinationstöne aus den Schwebungen falsch ist, wurde bereits oben ausgeführt. HELMHOLTZ hat aber auch weiter bewiesen, dafs überhaupt niemals eine Tonempfindung durch Aneinanderreihung der Stöfse zustande kommt. Es folgt dies mit Sicherheit aus der Thatsache, dafs die Zahl der Stöfse in einer Sekunde, welche noch als solche wahrnehmbar sind, über das vierfache der Minimalzahl von Schwingungen, welche zur Erzeugung der tiefsten Tonempfindung erforderlich sind, hinausgeht. Nach HELMHOLTZ gelingt es, noch 132 Schwebungen in der Sekunde aufzufassen. Selbstverständlich ist es bei einer solchen Anzahl nicht mehr möglich, den einzelnen Stöfsen mit dem Ohre zu folgen, sie zu zählen; dies wird schon bei einer Anzahl von höchstens 20 in der Sekunde unmöglich; wohl nimmt man aber deutlich den intermittierenden Charakter der Empfindung wahr, dieselbe erscheint bei geringerer Anzahl der Intermittenzen knarrend, bei gröfserer eigentümlich rauh. Folgen sich die Stöfse noch rascher, so hört die gesonderte Wahrnehmung auf, der Zusammenklang erscheint nicht mehr intermittierend, sondern kontinuierlich glatt. Das Unhörbarwerden der Schwebungen kann in verschiedenen Umständen begründet sein, entweder darin, dafs ihre Wahrnehmbarkeit und ihre Entstehungsbedingungen gleiche Grenze haben, d. h., dafs bei derjenigen Gröfse des Intervalls, bei welcher ihre Gegenwart vom Ohre nicht mehr angezeigt wird, die von beiden zusammenklingenden Töne in einer und derselben Endvorrichtung des CORTIschen Organs ausgelösten Mitschwingungen sei es ganz erlöschen, sei es unter die zur Erregung der Nervenenden erforderliche Gröfse herabsinken, oder darin, dafs die den einzelnen Stöfsen entsprechenden verstärkten Empfindungen die Pausen zwischen den Stöfsen

überdauern und sich zu einer kontinuierlichen Empfindung zusammenreihen. Daſs die letztere Ursache jedenfalls mit im Spiele ist, daſs eine wenn auch noch so geringe Nachdauer der Gehörsempfindung über die Dauer des objektiven Reizes hinaus besteht, ist schon nach der Analogie andrer Sinnesnerven nicht zu bezweifeln. Dem Tastorgan erscheint der gezähnte Rand eines Rades glatt, wenn dasselbe mit so groſser Geschwindigkeit an der tastenden Fläche vorbeibewegt wird, daſs die Empfindung des eben empfangenen Zahneindrucks sich noch erhält, während der folgende bereits entsteht, mithin durch diese Nachempfindungen die Lücken zwischen den durch distinkte Reize hervorgerufenen Einzeleindrücken ausgefüllt werden. In viel evidenterer Form werden wir beim Gesichtssinn einer solchen Empfindungsnachdauer begegnen; dem Auge verschmelzen zwei Lichteindrücke in einen schon bei viel gröſserem zeitlichen Abstand der Reizungen. Daſs beim Ohr die Nachdauer der Empfindung keine erhebliche sein kann, beweist die hier eben erörterte Thatsache, daſs es noch 132 Schwebungen in der Sekunde wahrzunehmen vermag, also die Nachdauer der den einzelnen Stöſsen entsprechenden Empfindungen jedenfalls kleiner als $^1/_{132}$ Sekunde sein muſs.

Alle schwebenden Zusammenklänge bringen einen unangenehmen Eindruck ähnlicher Art hervor wie er den intermittierenden Eindrücken auf andren Empfindungsgebieten, z. B. des Licht- und Tastsinns, den angenehm wirkenden kontinuierlichen Empfindungen gegenüber zukommt. Den unangenehmen Eindrücken der Schwebungen analog ist z. B. das unangenehme Blendungsgefühl, welches wir erhalten, wenn wir rasch an einem engen Gitterwerk vorübergehen und durch dasselbe eine hellbeleuchtete Fläche beschauen, während das Unangenehme aufhört, wenn wir still stehen oder die helle Fläche ohne Gitter betrachten; ferner der unangenehme Eindruck jeder unstäten flimmernden Beleuchtung, sowie die unangenehme Tastempfindung, welche wir erhalten, wenn unsre Haut durch einen rauhen Körper gerieben wird. In allen diesen und ähnlichen Fällen finden rasche Wechsel zwischen Erregung und Ruhe sensibler Nervenfasern oder wenigstens rasche Intensitätsschwankungen der Erregungsvorgänge statt. Helmholtz führt die unangenehme Wirkung solcher intermittierenden Eindrücke darauf zurück, daſs jeder Einzeleindruck heftiger erregend wirkt, weil er durch eine Pause, in welcher der Nerv durch Ruhe sich erholt hat, von dem vorhergehenden getrennt ist, während bei einem kontinuierlichen Eindruck eine allmähliche Abstumpfung der Empfindlichkeit eintritt. Die Störung des kontinuierlichen Abflusses zweier zusammenklingender Töne durch die Schwebungen bezeichnet man mit dem Namen Dissonanz im Gegensatz zu dem ruhigen gleichförmigen Empfindungsfluſs zweier Töne ohne Schwebungen, welchen man als Konsonanz bezeichnet. Schwebungen, mithin Dissonanzen, ent-

stehen aber nicht allein durch die Interferenz zweier einfacher Töne von so geringem Intervall, daſs die oben erörterte Bedingung der gleichzeitigen Einwirkung auf dieselben Erregungsapparate der Schnecke erfüllt ist, sondern auch bei einfachen Tönen von gröſseren Intervallen durch die Kombinationstöne und bei zwei zusammenklingenden Klängen durch die Obertöne derselben, sobald eben die Schwingungszahl eines Partialtons des einen Klanges derjenigen eines Obertons oder des Grundtons des andren nahekommt. Von welcher Wichtigkeit diese Erscheinungen für die theoretische Musik sind, liegt auf der Hand; die in der Musik gebräuchlichen konsonanten Intervalle sind jedoch nur zum Teil vollkommene Konsonanzen, wie die reine Oktave, Duodezime und Quinte, bei denen infolge des Zusammenfallens der Partialtöne des einen Klanges mit solchen des andern gar keine Schwebungen, zum Teil unvollkommene, bei denen Schwebungen vorhanden sind, aber ihrer groſsen Anzahl wegen besonders in hohen Lagen weniger störend wirken. Ein näheres Eingehen auf diese für die Musiklehre wichtigen Verhältnisse ist hier nicht angezeigt.

Der letzte akustische Vorgang, welcher noch einiger kurzer Erörterungen bedarf, sind die subjektiven Gehörsempfindungen. Man wirft unter diesem Namen eine Anzahl in bezug auf ihre Qualität wie auf ihre Ursachen sehr verschiedener Empfindungen zusammen, welche das Gemeinsame haben, daſs die empfindungerzeugende Bewegung innerhalb unsers Körpers ihren Sitz hat. Die Mehrzahl derselben ist indessen insofern objektiver Natur, als eine zum Gehörnerven äuſsere Ursache dennoch vorhanden ist, ebenso wie dies bei den früher besprochenen subjektiven Empfindungen des Tastsinns und Geschmackssinns der Fall war. Bei einigen kennen wir diese äuſsere erregende Ursache, bei andern mutmaſsen wir sie nur oder kennen sie nicht; als selbständige, ohne äuſseren Reiz entstehende Erregungen des Gehörnerven können nur wenige Erscheinungen gelten, und auch bei diesen ist mehr als wahrscheinlich, daſs dennoch ein äuſserer, aber allerdings kein durch eine Schallbewegung gesetzter Reiz, z. B. ein Druck auf den Nerven, zugegen ist. Nennen wir endlich alle Gehörsempfindungen subjektiv, deren erregende Ursache innerhalb des Körpers gelegen ist, so muſs auch das Hören der eignen Stimme, mag es nun durch Vermittelung der äuſseren Luft, oder der Tuba, oder der Kopfknochen geschehen, den subjektiven Empfindungsvorgängen zugerechnet werden. Eine der am meisten besprochenen subjektiven Gehörsempfindungen ist das beim Einpressen von Luft durch die Tuba in die Pauke entstehende knackende Geräusch und das anhaltende Summen, welches demselben während der Dauer des Einpressens folgt. Früher auf eine Kontraktion des *tensor tympani* und eine damit verbundene plötzliche Anspannung des Trommelfells bezogen, bezweifelt jetzt wohl niemand mehr, daſs die

Ursache dieser akustischen Erscheinungen auf die Thätigkeit der Tubengaumenmuskulatur zurückzuführen ist, bei deren Beginn durch plötzliches Abziehen der membranösen Tubenwand von der knorpeligen ein kurzes knackendes Geräusch, bei deren Andauern der jeden Muskeltetanus begleitende summende Muskelton erzeugt wird.[1] Eine weitere leicht zu beobachtende Erscheinung ist das kontinuierliche Summen, welches entsteht, wenn man den Finger in den äufseren Gehörgang einführt, oder letzteren mittels eines Pfropfens von gekautem Papier gänzlich gegen die äufsere Luft abschliefst. Eine ausreichende Erklärung dieser Erscheinung gibt es noch nicht. Gegen die frühere Deutung, dafs das Summen durch Luftströme bewirkt werde, welche der Temperaturunterschied zwischen der Aufsen- und der Innenluft des Ohres erzeuge, dafs diese Luftströme ebenso eine Gehörsempfindung erregten, wie die einer vor das Ohr gehaltenen Muschel, wendet Harless mit Recht ein, dafs das Geräusch auch bei völligem Verschlufs des Gehörganges vernommen wird. Harless macht dagegen darauf aufmerksam, dafs im letzteren Falle das Geräusch Remissionen erleide, welche mit den Pausen in den Respirationsbewegungen zusammenfallen, bei gänzlichem Anhalten des Atems aber geschwächt fortdauere und mit den Herzschlägen synchronische Verstärkungen zeige; er betrachtet daher diese Geräusche als fortgepflanzte Schalle, welche teils von den Stimmbändern, teils von den Strömungen des Blutes herrühren. Letztere sind, wie Funke bemerkt, wohl unbedingt als die hauptsächlichen Erreger des Geräusches anzusehen, da dasselbe ununterbrochen fortdauert, mag man ruhig atmen oder den Atem längere Zeit einhalten. Warum diese durch die Blutbewegung hervorgebrachten Erschütterungen bei offenen Ohren nicht vernommen werden, sondern erst bei Verschlufs derselben eine merkliche Intensität erlangen, hat den nämlichen Grund, wie jene andre bereits bei einer früheren Gelegenheit erwähnte Thatsache, welche lehrte, dafs alle auf die festen Teile des Schädels übergegangenen Schallbewegungen intensiver bei geschlossenem Gehörgang empfunden werden, und zwar nicht blofs scheinbar, wie Harless meint, sondern wirklich verstärkt, wie Rinnes Versuch beweist (s. o. p. 248). Liegt man bei vollkommener äufserer Ruhe und etwas verstärkten Herzbewegungen auf einem Ohr, so hört man auf demselben sehr häufig die eignen Herztöne ebenso deutlich, wie diejenigen andrer Personen mittels des der Brustwand aufgesetzten Sthetoskops. Die bekanntesten subjektiven Gehörsempfindungen sind das sogenannte Ohrenbrausen und Ohrenklingen; letzteres insbesondere wird als Zeichen einer ohne Mitwirkung irgend welcher

---

[1] Politzer. *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1861. 2. Abth. Bd. XLIII. p. 427. — Loewenberg, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1865. p. 545.

ſseren oder inneren Schallbewegung erfolgte Acusticuserregung be-
ıchtet. In vielen Fällen mag dies richtig sein, und die Ursache
r Erregung in Blutdruck auf den Nerven und ähnlichen Umständen
gen; daſs indessen in andern Fällen des Ohrenklingens der an-
ltende hohe Ton desselben durch äuſsere Umstände veranlaſst
rd, glaubt FUNKE daraus schlieſsen zu dürfen, daſs bei ihm das
ırenklingen sehr häufig in dem Moment, wo er Luft in die
treffende Tuba preſst, abgeschnitten wird und nicht wiederkehrt.
ne bestimmte Erklärung der fraglichen entotischen Erscheinung
ſst sich nicht geben; es sprechen manche von einem Selbsttönen
r Luft bei verschlossener Tuba, ohne jedoch diesen Vorgang
her erklären geschweige physikalisch begründen zu können.

§ 107.

Die Gehörsvorstellungen. Wie die früher betrachteten
nnesempfindungen, so verknüpfen sich auch die vom Gehörnerven
zeugten mit unzertrennlichen Vorstellungen, und zwar auch hier
unbewuſst, daſs Inhalt der reinen Empfindung und konsekutive
orstellung dem Laien identisch erscheinen, eine Scheidung beider
ychischer Vorgänge während ihres gleichzeitigen Bestehens nicht
öglich ist. Es begegnen uns hier beim Gehörssinn vor allem zwei
orstellungen, die wir schon in Verbindung mit einem andren Sinne aus-
ihrlicher betrachtet haben, die Vorstellung von der Objektivität des
challes, die Objektivierung der Empfindung, und die Vorstellung
n der Richtung, in welcher die Schallbewegung zu den Ohren
langt, also von der Lage und Entfernung der äuſseren Schall-
ıelle. Bei dem gewöhnlichen Hören, wo also die Schallbewegung
ırch die Luft fortgepflanzt das äuſsere Ohr erreicht und mittels
s Trommelfells den Hebelapparat der Knöchelchen in Gang setzt,
nd wir niemals imstande, unmittelbar die Empfindung als etwas
uns Gelegenes, von ihrer äuſseren Veranlassung wesentlich
ifferentes zu erkennen, sondern wir übertragen unbewuſst, aber
ıch unvermeidlich die Qualität der Empfindung in die Auſsenwelt
f das Objekt, von welchem wir erfahrungsgemäſs wissen, daſs es
e Ursache der Empfindung ist. So können wir uns bei dem
ören eines Saiteninstrumentes oder einer Glocke der Vorstellung
cht erwehren, daſs der in unserm Empfindungsorgan erzeugte Ton
it seiner bestimmten Höhe und seinem Klang etwas auſser uns Be-
ndliches sei, der schwingenden Saite oder der angestoſsenen Glocke
newohne, daſs die Glocke oder Saite selbst töne, ebensowenig als
r uns bei der Berührung eines Objektes von der Vorstellung des
ückenden oder Widerstand leistenden äuſseren Objekts frei zu
ıchen vermögen. Wir wiederholen, was wir schon früher an-
uteten: während die unerzogene Seele erst lernen muſs, ihre

Empfindungen zu objektivieren, kann die erzogene Seele nur auf Umwegen durch Überlegung zu der Überzeugung kommen, daſs die Empfindung etwas rein Subjektives ist, ihrem Wesen und Inhalt nach mit dem als Reiz dienenden äuſseren Vorgang nicht das Geringste gemein hat. ED. WEBER hat den höchst interessanten Nachweis geliefert, daſs wir nur solche Gehörsempfindungen auſserhalb des Körpers verlegen, deren ursächliche Schallbewegung **unter Mithilfe des Trommelfells** an den Hörnerven herangetreten ist. Von dem leicht zu wiederholenden Grundversuch, welcher dies beweist, ist bereits oben die Rede gewesen. Taucht man in Wasser unter und erzeugt unter Wasser, z. B. durch Zusammenschlagen zweier Steine, einen Schall, so ist die Empfindung wesentlich verschieden, jenachdem der äuſsere Gehörgang mit Luft oder mit Wasser gefüllt ist. In ersterem Falle verlegen wir die Empfindung auſserhalb unsers Körpers und erhalten ein Urteil über die Richtung, in welcher die Schallquelle sich befindet, d. h. ob rechts oder links von uns; in letzterem Falle dagegen dünkt uns der Schall in uns selbst, in unserm Kopfe erzeugt. Nach WEBER wird durch Erfüllung der Gehörgänge mit Wasser der beiderseitige Trommelfellapparat gänzlich auſser Wirksamkeit gesetzt; die Schallleitung geschieht lediglich durch die Schädelknochen, welche aus dem Wasser bedeutend leichter als aus der Luft Schallwellen aufnehmen und diese von allen Seiten her auf das Labyrinthwasser übertragen. Das Nachauſsensetzen des Gehörseindruckes tritt also nur ein, wenn das Trommelfell durch die betreffende Schallbewegung in Schwingungen versetzt und durch diese von der *fenestra ovalis* aus ein Wasserwellenzug von regelmäſsigem Verlauf erregt worden ist; diese Schwingungen der nervenreichen Membran erregen nach WEBER eine mit der Gehörsempfindung gleichzeitige Tastempfindung, welche wir auf ein äuſseres Objekt in der Vorstellung beziehen; jenachdem diese Tastempfindung auf dem rechten oder linken Ohre stärker ist, schlieſsen wir auf die Lage der erregenden Schallquelle rechts oder links von uns.

Auch dann, wenn der zentrale Erregungsvorgang, aus welchem die Tonempfindung hervorgeht, wegen allzu groſser Schwäche der zugeleiteten Impulse nur bei gleichzeitiger Thätigkeit beider Acustici die erforderliche Intensität erreicht, also durch einen im Zentralorgan ablaufenden Summationsvorgang zustande kommt, auch in diesem Falle glauben wir den Schall in unserm Kopfe wahrzunehmen. Bewiesen wird dieser allgemeine Satz durch einen von TARCHANOW[1] mitgeteilten Versuch. Derselbe besteht darin, zwei von einer einzigen sekundären Induktionsspirale aus in tönende Schwingungen versetzte Telephone gleichzeitig beiden Ohren anzulegen. Befinden sich die aus jedem einzelnen Telephon hervorklingenden Töne oder Geräusche eben an der Grenze der Hörbarkeit, so ruft die kombinierte Wirkung beider Telephone jedesmal eine Verdeutlichung

---

[1] TARCHANOW, *St. Petersb. med. Wochenschr.* 1878. Separatabdr. Ähnliche Versuche [illegible] gleichem Erfolge sind noch von THOMPSON angestellt worden. *Revue scientifique.* 1878. No. [illegible] cit. nach TARCHANOW.

der Tonwahrnehmung hervor, zugleich aber auch die Vorstellung, daſs die Tonquelle in unserm eignen Kopfe, und zwar in der vertikalen Mittelebene desselben, ihren Sitz habe. Will man diesen Versuch ebenfalls aus der WEBERschen Hypothese erklären, so müſste man die Voraussetzung machen, daſs äuſserst schwache Vibrationen beider Trommelfelle, welche nur kraft einer zentralen Erregungssummation überhaupt zur Perception gelangen, ohne jede zur Lokalisation des empfangenen Eindrucks nötigende Tastempfindung verlaufen. Bekanntlich lokalisieren aber Geisteskranke, welche infolge zentraler Reizungsvorgänge an Gehörshalluzinationen leiden, die in ihrem Gehirn ohne Beteiligung des Trommelfells entstandenen Gehörswahrnehmungen sehr regelmäſsig auſserhalb ihres Körpers. Es scheint daher, als ob die Verknüpfung der akustischen Wahrnehmungen mit Ortsvorstellungen jedenfalls nicht allein von äuſseren auf der Miterregung andrer Nerven beruhenden Momenten abhängt. Namentlich dürfte z. B. auch die Qualität der Gehörswahrnehmungen von Einfluſs sein, und die erworbene Erfahrung, daſs gewisse akustische Eindrücke immer nur in konkreten äuſseren Objekten oder in Personen ihre Quelle haben, so das Prasseln eines Brandes in dem verbrennenden Gegenstande, gesprochene Worte in Personen, kraft eines besonderen uns unmerklichen psychischen Prozesses die Projektion des Gehörten nach auſsen selbst dann erzwingen, wenn dieses, wie bei den erwähnten Geisteskranken, sicherlich einen zentralen rein innerlichen Ursprung hat.

Das Vorhandensein zweier an den entgegengesetzten Seiten des Kopfes angebrachter Trommelfelle ist demnach zwar ein Mittel die **Richtung** des Schalles zu erkennen, aber nur in beschränktem Sinne; wir erfahren auf die angegebene Weise nicht, ob die Schallquelle über oder unter, vor oder hinter uns sich befindet. Weit vollkommenere Aufschlüsse über die Richtung des Schalles erhalten wir, wenn wir die Bewegungen des Kopfes und die mit diesen verbundenen Muskelgefühle zu Hilfe nehmen. Wird an beliebigem Ort auſser uns ein andauernder Schall erregt, so hören wir ihn bald mit beiden Ohren gleich stark, bald auf dem einen oder dem andren stärker; durch Hin- und Herdrehen des Kopfes um seine Längs- oder Querachse finden wir bald diejenige Stellung desselben, bei welcher die Empfindung auf einem der beiden Ohren die relativ gröſste Intensität erreicht. Die Muskelgefühle verschaffen uns eine genaue Vorstellung von der Lage, welche der Kopf einnimmt, und von der Richtung des betreffenden Gehörganges bei dieser Lage; in die geradlinige Verlängerung des letzteren verlegen wir in der Vorstellung die Schallquelle, weil wir durch Erfahrung wissen, daſs eine bestimmte Schallbewegung den intensivsten Eindruck erzeugt, wenn die Mündung des Gehörganges senkrecht der Richtung der Schallstrahlen, welche dann in gröſster Menge direkt in den Gehörgang eindringen, gegenübersteht. Allein auch bei unbewegtem Kopfe und ohne Mithilfe andrer Sinne, durch welche wir die Lage eines als Schallquelle bekannten Körpers wahrnehmen, beurteilen wir die Richtung des Schalles. Nach ED. WEBER spielt hierbei die äuſsere Ohrmuschel die wichtigste Rolle, indem sie uns belehrt, ob die Schallstrahlen von oben oder unten, von hinten oder vorn kommen. Die Beweise liegen in folgenden Versuchen. Die frei

ausgespannte elastische Ohrmuschel nimmt mit verhältnismäfsig grofser Leichtigkeit Luftwellen, welche an die übrigen festen Teile des Schädels schwer übergehen, auf; ihre Erschütterung durch die Schallwellen erregt die sensitiven Nervenenden in ihr, und die hieraus resultierenden Empfindungen, welche je nach der Richtung, in welcher die Schallstrahlen auffallen, verschieden sein müssen, sind es, welche zu den genannten Richtungsvorstellungen führen. Drücken wir daher die Ohrmuscheln fest an die Schädelwand an, wodurch sie notwendig ihre günstigste Lage und leichte Empfänglichkeit für die Luftwellen verlieren, dieselben nicht besser als die übrigen festen Teile aufnehmen, so verlieren wir auch das Urteil über das Oben und Unten, Vorn und Hinten der Schallrichtung. Dasselbe tritt ein, wenn wir den Kopf unter Wasser tauchen, aus welchem die Schallbewegungen nicht besser in die Ohrmuschel als in die übrigen Schädelwände eindringen. Besonders interessant ist, dafs wir unser Urteil über die Richtung des Schalles geradezu umkehren können; drücken wir nähmlich beide Ohrmuscheln platt an den Kopf und setzen dafür beide Handplatten vor den Gehörgängen quer an den Kopf an, so dafs sie ungefähr zwei vor den Gehörgängen liegenden Ohrmuscheln entsprechen, so scheint ein vor uns erzeugter Schall von hinten zu kommen. Die Interpretation dieser Thatsache ist nicht so einfach, wir verlegen hier den Schall in die entgegengesetzte Richtung von derjenigen, in welcher die Schallwellen in Wirklichkeit auf die Handfläche auftreffen; das Urteil über die Richtung bildet sich also hier nicht so unmittelbar aus der Tastempfindung. Offenbar hängt die Täuschung des Urteils damit zusammen, dafs die anstatt der Ohrmuschel auffangende Hand vor dem Gehörgang steht, während die wirkliche Ohrmuschel hinter demselben angebracht ist; dies führt zu folgender Erklärung. Wir scheinen uns bewufst zu werden, ob die dem Gehörgang zugewendete, oder die demselben abgewendete Fläche der Ohrmuschel von den Schallwellen getroffen wird; im ersteren Falle verlegen wir die Schallquelle nach vorn, im zweiten nach hinten. Legen wir nun die Hände vor den Gehörgängen an, so treffen von vorn kommende Wellen die von den Gehörgängen abgewendete allein noch zugängliche Fläche der vorn verdeckten Muscheln, und darum verlegen wir die Schallquelle nach hinten. Die Täuschung beruht also auf ganz analogen Verhältnissen, wie die beim Tastsinn erörterte Thatsache des Doppelfühlens einer Kugel bei der Berührung mit zwei gekreuzten Fingern. Hier wie dort werden wir uns der verkehrten Lage der percipierenden Flächen nicht bewufst, und beziehen die Empfindungen, mithin die daran sich knüpfenden Vorstellungen, auf die gewöhnliche Lage jener Flächen, bei welcher wir die Vorstellung zu bilden gelernt haben.

GESICHTSSINN.

ALLGEMEINES.[1]

§ 108.

Die Empfindung des Lichtes und seiner verschiedenen Qualitäten, der Farben, bildet die spezifische Leistung des erregten Sehnerven. Wie für die übrigen Sinnesnerven gibt es auch für ihn einen adäquaten Reiz, welcher für keinen andren Nerv ein Erreger ist, den Sehnerv selbst aber nur vermöge eigentümlicher peripherischer Apparate an den Enden seiner Primitivfasern zu erregen imstande ist. Diesen Reiz bilden die Undulationen des Lichtäthers; in der Reaktion auf diese beruht die Bestimmung des Sehnerven. Den Komplex von Apparaten, welche eine erregende Einwirkung der Lichtwellen auf die Sehnervenfasern ermöglichen, finden wir in dem wunderbar zusammengesetzten Auge, in welchem wir, wie in dem Gehörorgane, eine Klasse von Apparaten, als Leitungsapparate für das Licht von andern unmittelbar an die Nervenenden angefügten Aufnahmeapparaten, welche die Umsetzung der Lichtwellen in einen Nervenreiz bewerkstelligen, zu unterscheiden haben. Die Lichtätherschwingungen bilden indessen nicht den einzigen Erreger für den Opticus. Wenn sich schon von vornherein erwarten läfst, dafs auch dieser Nerv den allgemeinen Erregungsgesetzen unterliegen und demgemäfs wie die übrigen auf die oben als allgemeine Nervenreize bezeichneten Agenzien reagieren wird, so ist dies wenigstens für einige der letzteren sogar mit Bestimmtheit direkt erwiesen. Der mächtigste Nervenreiz, der elektrische Strom, ist auch für den Opticus ein solcher, und in der Hauptsache sehen wir auch hier die für die elektrische Reizung im allgemeinen ermittelten Gesetze bestätigt; dafs auch der konstante galvanische Strom, nicht blofs der in einer plötzlichen Dichtigkeitsschwankung begriffene, den Sehnerv in Erregungszustand zu versetzen und in demselben zu erhalten vermag, kann jetzt nicht mehr als spezifischer Unterschied den motorischen Nerven gegenüber gelten. Wir werden unten Gelegenheit nehmen, die Erscheinungen der elektrischen Reizung zu besprechen; hier nur so viel, dafs die Äufserung dieser Erregung in der Empfindung, die Qualität der vom elektrischen Strome hervorgerufenen Empfindung, dieselbe ist, wie die, welche der spezifische Reiz, die Lichtwelle, bedingt; die Erscheinungen farbigen oder weifsen Lichtes folgen auch

[1] Vgl. Die Lehrb. d. Physiol. von J. MUELLER u. LUDWIG. — VOLKMANN, Art. *Sehen* in R. WAGNERS *Handwrtb. d. Physiol.* Bd. III. a. p. 265. — RUETE, *Lehrb. d. Ophthalmologie.* 2. Aufl. 1854. Bd. I. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* Leipzig 1867. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* Breslau 1865, u. *Handb. d. gesammten Augenheilk.* von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 1876. Bd. II. p. 392.

dem elektrischen Reiz. Dasselbe findet bei gewissen **mechanischen** Einwirkungen statt, welche mittelbar oder unmittelbar die Endausbreitung oder die Fasern des Opticus im Verlaufe treffen, wie die tägliche Erfahrung lehrt. Das Funkensehen bei einem Stofs gegen das Auge, die lichte Figur bei Druck gegen dasselbe, die Erscheinung flimmernder Lichtpunkte bei Überfüllung der Gefäfse der Nervenhaut sind Belege dafür. Eben dieser Umstand, dafs die Qualität der Empfindung bei so wesentlich verschiedenen Erregungsmitteln dieselbe bleibt, widerlegt auf das schlagendste die bei dem Laien eingebürgerte Anschauung, dafs die Empfindung mit allen ihren Qualitäten gleichsam nur ein Spiegelbild objektiver Reize von gleichen Qualitäten sei, eine Anschauung, die sich am deutlichsten in den bereits öfter gerügten, selbst in die Sprache der Wissenschaft aufgenommenen Bezeichnungen der Reize nach Qualitäten der Empfindung verrät. Wir sprechen von weifsem und farbigem Licht, von roten und blauen Lichtwellen, als ob die Farbe eine Qualität des so und so oszillierenden Lichtäthers wäre und nicht ausschliefslich eine Qualität der Empfindung, von welcher in dem äufseren Reiz nicht die entfernteste Andeutung sich findet. Mit demselben Rechte, wie wir von blauen Lichtstrahlen sprechen, müfsten wir konsequenter Weise auch einen blauen elektrischen Strom annehmen, weil der Einwirkung desselben eine Lichtempfindung folgt, die wir blau nennen, ohne diese Qualität irgendwie definieren zu können. Welcher Reiz auch den Nerven treffen möge, das Resultat ist jener seiner eigentlichen Beschaffenheit nach unbekannte Bewegungsvorgang, dessen Leitungsgeschwindigkeit wir früher bestimmt und als dessen äufseres Zeichen wir die negative Schwankung des ruhenden Nervenstromes erkannt haben. Diese physische Bewegung der Nervenmaterie, deren Vorhandensein innerhalb des durch einfallendes Licht von der Retina aus, durch elektrische Reizung vom Stamme aus tetanisierten Opticus überdies unmittelbar nachgewiesen worden ist[1], nicht die Lichtwelle, pflanzt sich bis zu den zentralen Endapparaten fort und löst daselbst einen Vorgang aus, aus welchem die Seele eine Lichtempfindung macht. In der spezifischen Beschaffenheit der zentralen Endapparate des Sehnerven ist daher der Grund zu suchen, dafs jeder Reiz, der ihn an der Peripherie oder im Stamme trifft, stets nur Lichtempfindung erzeugt.

Um aber zu verstehen, dafs wir nicht nur eine einzige sondern vielfache Qualitäten von Lichtempfindungen zu unterscheiden imstande sind, bedürfen wir der ferneren Annahme, dafs den mit spezifischer jedoch qualitativ verschiedener Energie reagierenden Zentralapparaten des Sehnerven ebensoviele besondere periphere Perceptionsapparate ent-

[1] Vgl. HOLMGREN, JAMES DEWAR u. JOHN GRAY M'KENDRICK, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1874. Vol. XXVII. Part. I. p. 139. — G. VALENTIN, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre*. 1872. Bd. XI. p. 602.

prechen. Gibt es unter den ersteren solche, in welchen nur die Empfindung blau oder gelb entstehen kann, so müssen auch unter den letzteren solche vorkommen, welche ausschliefslich oder mindestens doch vorzugsweise durch die im blauen oder gelben Teile des Sonnenspektrums enthaltenen Farbenstrahlen erregt werden, und ganz das Gleiche würde für etwa vorhandene, sei es grün, sei es rot, sei es noch andre Lichtempfindungen vermittelnde Zentralapparate des Opticus gelten.

Die Leistungen des Gesichtssinns beschränken sich keineswegs auf die Wahrnehmung von Licht und Farben im allgemeinen; er verdankt seine hohe Wichtigkeit als Lehrer der Seele im Auffassen der Aufsenwelt dem Vermögen, Licht und Farben in Bildern zur Wahrnehmung zu bringen, d. h. in der Vorstellung die räumlichen Verhältnisse des äufseren Gegenstandes, von welchem die erregenden Ätherschwingungen ausgehen, zu reproduzieren. Denken wir uns die äufseren Dinge aus einer Unzahl leuchtender Punkte mosaikartig zusammengesetzt, so entwerfen die dioptrischen Apparate ein Bild auf der Netzhautfläche, welches aus ebensovielen einzelnen leuchtenden Punkten genau in derselben relativen Anordnung, wie am äufseren Objekt, zusammengesetzt ist, nur dafs es verkehrt ist, wie wir sehen werden, und dafs es keine Dimension der Tiefe wiedergibt; es stellt die äufsere Mosaik auf eine Fläche verkehrt projiziert dar. Dieses Bild nehmen wir als solches wahr. Das Mikroskop zeigt uns in der Netzhaut selbst eine schöne, regelmäfsige Mosaik eines ihrer Elemente, und die so angeordneten Elemente sind, wie wir unten beweisen werden, die Nervenenden selbst, oder wenigstens die percipierenden Endapparate an denselben. Die Lichtmosaik des Bildes trifft auf diese Nervenmosaik, oder richtiger ausgedrückt, wir müssen jedes Netzhautbildchen in Mosaikpunkte von dem Durchmesser der mosaikartig nebeneinander stehenden Perceptionselemente zerlegt denken. Jedes solche Gebilde wird für sich durch das ihm zugefallene Mosaikelement des Bildes in Erregung versetzt, und zwar in verschiedener Weise je nach der Länge der auffallenden Ätherwellen, in verschiedener Intensität je nach der Schwingungsamplitude der Ätherteilchen in ihm. Jedes Element trägt seinen Erregungszustand isoliert, unabhängig von der gleichzeitigen Phase der Nachbarn durch die ihm zugehörige Nervenfaser zum Gehirn und löst dort in dem zentralen Endapparate einen Prozefs aus, aus welchem die Wahrnehmung eines punktförmigen Lichteindruckes von bestimmter Farbe und Intensität resultiert. Auf diese Weise erhält die Seele gleichzeitig eine Anzahl gesonderter Lichteindrücke, welche in Qualität und Intensität genau den einzelnen Reizen der Nervenenden entsprechen, und diese Eindrücke setzt sie zum Bilde zusammen, weist jedem in der angeborenen Raumanschauung den Platz an,

welcher ihm, seiner relativen Lage zu den andern im Netzhautbild entsprechend, zukommt. Woran die Seele diese relative Lage erkennt, was für ein Lokalzeichen, nach welchem die Seele ihre Ortsbestimmungen trifft, jeder Eindruck von der Peripherie mitbringt, ist eine schwierige, hier nicht zu erörternde Frage; nur soviel ist gewiſs, daſs die räumliche Anordnung der erregten peripheren Nervenenden oder der zentralen Empfindungsapparate an sich die Bedingung zur räumlichen Wahrnehmung unmöglich sein kann, wie wir bereits bei der analogen Lehre vom Raumsinn der Haut (pag. 177) besprochen haben. Dieses von der Seele aus den Einzeleindrücken rekonstruierte Empfindungsbild ist ein flächenhaftes, wie das zu Grunde liegende Netzhautbild, die Vorstellung bringt die Dimension der Tiefe hinein, indem sie nach gewissen Merkmalen die relative Entfernung der einzelnen leuchtenden Punkte vom Auge beurteilt.

Einen weiteren, die Vollkommenheit seiner Leistungen wesentlich bedingenden Hilfsapparat besitzt das Auge in seinem Bewegungsmechanismus, in den Muskeln, welche es nach allen Richtungen zu drehen imstande sind und welche durch die mit jeder Bewegung verbundenen Muskelgefühle der Seele eine Vorstellung von der Gröſse und Richtung der geschehenen Bewegung verschaffen. Der Nutzen dieser Muskeln besteht nicht allein darin, daſs wir vermöge derselben das Auge und seine empfindende Fläche nach allen Richtungen den Dingen der Auſsenwelt gegenüberstellen, daſs wir gleichzeitig beide Augen so auf dasselbe Objekt richten können, daſs auf eine unten zu erörternde Weise die von beiden Augen gleichzeitig hervorgebrachten Empfindungen zu einer einzigen verschmelzen; sondern es soll auch gezeigt werden, welche wichtigen Dienste die mit den Augenbewegungen verbundenen Muskelgefühle leisten, in welcher Weise dieselben uns Aufschlüsse über Gröſse und Entfernung der gesehenen Objekte verschaffen.

Soviel als einleitende Bemerkungen. Noch muſs indessen der speziellen Betrachtung vorausgeschickt werden, daſs wir bei derselben eine genaue Bekanntschaft mit den allgemeinen Lehren der Optik notwendig voraussetzen müssen. Ein Lehrbuch der Physiologie ist nicht der Ort, dieselben zu erläutern.

HISTOLOGIE DES SEHORGANS.

§ 109.

Es kann hier unsre Aufgabe nicht sein, eine deskriptive anatomische Erläuterung des Augapfels oder eine umfassende Histologie

aller seiner einzelnen Organe und Teile zu geben. Dem bei den übrigen Sinnen befolgten Plane gemäfs wenden wir auch hier unsre Aufmerksamkeit hauptsächlich dem Sinnesnerven selbst, der Untersuchung seiner Endigungsweise und der Beschaffenheit jener notwendig vorhandenen Endapparate zu, welche die Ätherschwingungen in einen Nervenreiz umsetzen. Wir schliefsen daran eine kurze histologische Betrachtung der dioptrischen Vorbaue des Sehnerven und einiger Nebenapparate, soweit die Kenntnis ihrer Elementarzusammensetzung wichtig zur Beurteilung ihrer physiologischen Funktion ist.

Die Endausbreitung des Opticus, des Sehnerven, ist die **Retina**.[1] Vor allen andern Sinnesapparaten durch die leichte Zugänglichkeit ihrer Lage ausgezeichnet, ist die mikroskopische Zergliederung ihres Baues dennoch nicht soweit gediehen, um uns in die Bedeutung und die gegenseitige Verbindung ihrer einzelnen Elemente einen genügenden Einblick zu gewähren, namentlich aber das terminale Verhalten der in sie eindringenden Opticusfasern klar zu legen.

Löst man die gut erhärtete Retina nach Eröffnung des Bulbus von ihrer Unterlage, der Chorioidea, ab und fertigt von ihr feine senkrechte Querschnitte an, so findet man sie aus einer gröfseren Anzahl deutlich abgegrenzter, zum Mittelpunkt der Augenkugel konzentrischer Schichten, welche letzteren ihrerseits wiederum aus sehr verschiedenen Elementen bestehen, zusammengesetzt (Fig. 111 nach M. Schultze). Die äufserste[2] ist die ***membrana pigmenti*** (*a* Fig. 111), ein einschichtiges sehr regelmäfsiges Plattenepithel, dessen membranlose sechseckige Zellen in zwei scharfgesonderte Zonen zerfallen. Die eine der Chorioidea zugewandte ist aus farblosem Protoplasma gebildet, die andre den einwärts folgenden Retinaschichten zugekehrte enthält den rundlichen farblosen Kern und zahlreiche längliche Moleküle eines braunen Pigments von kristallinischem Gefüge.[3] Der pigmentierte Abschnitt der Epithellage nimmt die Enden der zweiten Retinaschicht in sich auf und entsendet zwischen die Elemente derselben lange fadenförmige Fortsätze[4], welche je nach dem Zustande der untersuchten Augen sich bald als pigmenthaltig bald als pigmentfrei erweisen. Ersteres ist der Fall, wenn das untersuchte Auge während des Lebens belichtet, letzteres, wenn es vor Lichtzutritt geschützt gewesen war.[5] Das Licht bewirkt also offenbar eine Pigmentkörperchenströmung aus dem pigmenthaltigen Abschnitt der Epithelzellen in die haarförmigen Füfse derselben. Die zweite Retinaschicht (*b* Fig. 111) führt den Namen der **Stäbchen- und Zapfenschicht**. Früher nach ihrem ersten Entdecker als **Jacobsche Haut** bekannt und meist für eine selbständige mit der eigentlichen Nervenhaut nicht zusammenhängende Membran angesehen, hat sie ihre richtige Würdigung erst seit H. Muellers[6] bahnbrechenden Arbeiten

---

[1] Ältere Litteratur: JACOB, *Med.-chir. Transactions*. London 1822. Vol. XII. Part. II. — VOLKMANN, *Neue Beitr. z. Physiol. d. Gesichtssinnes*. Leipzig 1836. — LANGENBECK, *De retina observ. anatom.-pathol.* Göttingen 1836. — TREVIRANUS, *Beitr. z. Aufklärung d. organ. Lebens*. 3. Heft. Bremen 1827. — VALENTIN, *Repert. f. Anat. u. Physiol.* 1837. Bd. II. p. 249. — BIDDER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1839. p. 371, u. 1841 p. 248. — LEHRSCH, *De retinae tract. microscop.* Dissert. inaug. Berolini 1839. — PAPPENHEIM, *Spec. Gewebelehre d. Gehörorgans*. Breslau 1840. p. 100. — HENLE, *Allgem. Anat.* 1841. p. 385 u. 661. — REMAK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1839. p. 145. — HANNOVER, *Recherch. microscop. sur le système nerv.* Copenhague 1844. — PACINI, *Neue Unters. üb. d. feinere Textur d. Retina*. A. d. Ital. Freiburg 1847. — E. BRUECKE, *Anat. Beschreib. d. menschl. Augapfels*. Berlin 1847, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 444.

[2] Vgl. M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III p. 377.

[3] FRISCH, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1868. 2. Abth. Bd. LVIII. p. 316.

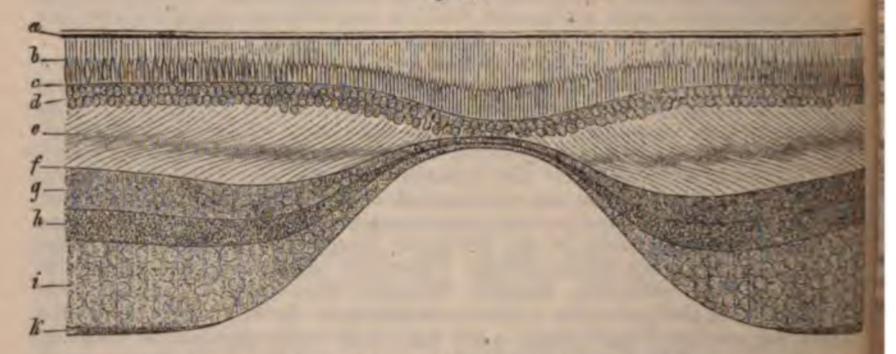
[4] HANNOVER, a. a. O. — MORANO, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1871. Bd. VIII. p. 81.

[5] W. KÜHNE, *Unters. aus dem physiol. Instit. d. Universität Heidelberg*. 1877. Bd. I. p. 420, 1880. Bd. III. p. 242.

[6] H. MUELLER, *Ztschr. f. wiss. Zoologie*. 1851. Bd. III. p. 234, u. 1857. Bd. VIII. p. 1; *Gesammelte u. hinterlassene Schriften z. Anat. u. Physiol. des Auges*. Herausgeg. von O. BECKER. Leipzig 1872. Bd. I.

erhalten. Es besteht dieselbe aus einer Anzahl in regelmäfsigster Anordnung senkrecht nebeneinander gestellten, durch keine sichtbare Zwischensubstanz getrennten länglichen Körperchen von zweierlei Art, den Stäbchen und den Zapfen, welche wir einer genaueren Betrachtung unterwerfen müssen. Die Stäbchen erscheinen als schmale, lange, glänzende Cylinder, deren äufseres, an die Chorioidea stofsendes Ende quer abgeschnitten ist, während das innere sich zuspitzt und in einen äufserst dünnen, zarten Faden ausläuft, welcher senkrecht in die innern Schichten der Retina eindringt und zu deren Elementen in ein später zu erörterndes Verhältnis tritt. Ihr Durchmesser ist so klein, dafs auf der Fläche einer einzigen Zelle des Pigmentepithels eine sehr erhebliche Anzahl von ihnen Platz findet. Das zugespitzte innere Ende des Stäbchens unterscheidet sich durch sein geringeres Lichtbrechungsvermögen von dem äufseren, und erweist sich an guten Erhärtungspräparaten (aus Muellerscher Flüssigkeit oder $^1/_2$—2 % Überosmiumsäurelösung) stets durch eine feine

Fig. 111.



Trennungslinie von letzterem abgesetzt. Die beiden Abteilungen, in welche das Stäbchen (Fig. 112 *A. s.*) zerfällt, werden als Innen- und Aufsenglied (*i. a.* Fig. 112 *A*) desselben bezeichnet.[1] Das Innenglied besteht aus einer leicht trüben feinkörnigen Masse von dem Aussehen des Zellprotoplasmas, das Aufsenglied aus einer hellglänzenden, stark lichtreflektierenden, während des Lebens bei vielen Tieren und auch beim Menschen rötlich, bei einzelnen Stäbchen des Frosches grasgrün[2] gefärbten Substanz, welche ungemein leicht zerstörbar ist. Bringt man frische Präparate von Stäbchen in Wasser oder ***humor aqueus*** unter das Mikroskop, so krümmen sich die Aufsenglieder bald hirtenstabförmig, bald zu vollkommenen Ringen zusammen, und zwar nicht nur bei Fröschen, an welchen Hannover und E. H. Weber[3] diese Erscheinung zuerst wahrnahmen, sondern bei allen Tierklassen (M. Schultze[4]). Hierbei lassen sie nicht selten Tropfen einer stark lichtbrechenden Substanz austreten, welche von einigen Forschern mit den Myelinbildungen des Nervenmarks verglichen werden, und reifsen stets von dem konvexen Krümmungsrande aus in regelmäfsigen Intervallen der

---

[1] Vgl. Hannover, *Récherch. microscopiques sur le système nerveux.* Copenhague 1844. — Braun, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1860. Bd. XLII. p. 15. — W. Krause, *Nachr. v. d. kgl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen.* 1861. p. 17.

[2] M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1869. Bd. V. p. 1. — Boll, *Ber. d. kgl. preuſs. Akad. d. Wiss. z. Berlin.* 12. Nov. 1876, 11. Jan. u. 15. Febr. 1877; *Arch. f. Physiol.* 1877. p. 4. — W. Kühne, *Sitzung d. naturhist. med. Vereins z. Heidelberg.* 5. Jan. 1877; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 33 u. 49. u. *Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univers. Heidelberg.* 1877. Bd. I. p. 1.

[3] Hannover, *Arch. f. Anat. u. Physiologie.* 1840. p. 330; *Recherch. microscop. sur le système nerveux.* Copenhague 1844. — E. H. Weber, s. dieses Lehrbuch. IV. Aufl. Bd. II. 1864. p. 185.

[4] M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 215.

ere nach ein. Der ganze vom Aufsenglied gebildete Ring wird dadurch in eine
fse Zahl von Scheiben oder Plättchen gespalten, welche nur am inneren kon-
en Rande desselben noch lose zusammenhängen. Man schliefst hieraus nach dem
rgange M. SCHULTZES, dafs die unter den genannten Umständen eintretende
klüftung des gequollenen Aufsengliedes einer schon während des Lebens
handenen, also präformierten, Strukturdifferenz entspreche, und denkt sich
Aufsenglied mithin aus übereinander geschich-
en und durch eine zarte Kittsubstanz ver-
bten Plättchen aufgebaut. Betrachtet man diese
ttchen nach gänzlicher Isolierung an Osmium-
paraten, so überzeugt man sich leicht, dafs sie
e durch und durch gleichartige Beschaffenheit
itzen. Es müssen daher alle Angaben[1], nach
lchen die Aufsenglieder der Stäbchen einen
onderen Achsenstrang, den sogenannten RITTER-
en Faden, einschliefsen sollen, als irrig bezeichnet
rden. Im frischen Zustande erscheint die Ober-
che der Stäbchenaufsenglieder bei Tieren ver-
iedener Klassen, am deutlichsten bei Rana und
amandra, fein längsgetreift. Diese Liniierung
rt von ungemein schmalen Rinnen und Leisten
, welche der Oberfläche des Aufsengliedes
lang ziehen und zur Aufnahme der vorhin
ähnten Fransen des Pigmentepithels dienen.
Übereinstimmung damit befindet sich die
M. SCHULTZE[2] gemachte Beobachtung,
die isolierten Plättchen der Stäbchen-
senglieder im Flächenbilde keinen kreis-
migen, sondern einen gezähnelten Umrifs er-
nen lassen.

Fig. 112.

Bezüglich des feineren Baues der Stäbchen-
englieder ist nur wenig Bemerkenswertes be-
nnt. Soviel scheint jedoch sicher, dafs dieselben
der Nähe ihrer Verbindungsstelle mit dem
fsengliede regelmäfsig einen elliptischen Körper
thalten, welcher bei Tieren meist ein homogenes
sehen besitzt (Opticusellipsoid W. KRAUSES,
pfindliche Körper W. MUELLERS[3]), beim Menschen
s sehr zahlreichen feinen kurzen Fibrillen zusammengesetzt ist (M. SCHULTZES
denapparat), und ferner äufserlich im ganzen Umfange von einer feinfaserigen
psel umschlossen sind (Faserkorb M. SCHULTZES), von welcher eine röhren-
rmige Fortsetzung zum Aufsengliede emporsteigt und dasselbe auf eine kurze
recke an seiner Basis umfafst. Über die Existenz eines Achsenfadens in der
itte des Innengliedes, welcher nach W. KRAUSE[4] an das Opticusellipsoid her-
treten und mit demselben endigen soll, sind die Untersuchungen noch keines-
egs als abgeschlossen anzusehen.

Die Zapfen (Fig. 112 *A*, *z*.) gleichen den Stäbchen in vielen wesent-
chen Punkten. Auch sie sind aus einem Aufsen- und einem Innengliede auf-
baut, ersteres ist ebenfalls in Querplättchen zerlegbar, aber jederzeit frei von

---

[1] RITTER, *Arch. f. Ophthalmol.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 101. — MANZ, *Ztschr. f. rat. Med.*
R. 1861. Bd. X. p. 301.

[2] M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. V. 1869. p. 379.

[3] W. MUELLER, *Beiträge z. Anat. u. Physiol.* Als Festgabe C. LUDWIG gewidmet. Leipzig
4. Heft 2. p. 1.

[4] W. KRAUSE, *Nachr. d. Götting. Univers.* 1861. p. 2; *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1861.
XI. p. 175, u. *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 156.

Farbstoff (W. KÜHNE[1]), letzteres von einem Faserkorbe umscheidet und mit einem Ellipsoid oder Fadenapparat versehen. Nur darin unterscheiden sich die Zapfen von den Stäbchen, daſs ihr Auſsenglied stets kürzer und schwächer entwickelt, das Innenglied dagegen stets mächtiger ausgebildet ist und keine cylindrische, sondern eine flaschenförmig ausgebauschte Gestalt hat. Das Zapfeninnenglied hat im belichteten Auge eine andre Gestalt als im verdunkelten, ist dort, wie Erhärtungspräparate lehren, im Längendurchmesser verkürzt, im Querdurchmesser verdickt, hier umgekehrt in ersterem gestreckt, in letzterem verschmälert. Die Zapfeninnenglieder (vielleicht auch die Stäbcheninnenglieder) gehören mithin zu den protoplasmatischen Bildungen, welche sich unter dem Einflusse des Lichts kontrahieren.[2] Letzteres bewirkt also, daſs die Zapfenauſsenglieder aus dem Pigment des Retinaepithels hervorgezogen und gegen den einfallenden Strahl hinbewegt werden. Die Zapfen vieler Tagvögel enthalten an der Grenze von Auſsen- und Innenglied einen Tropfen, welcher aus einer fettähnlichen Substanz zu bestehen scheint und bald gelb, bald rot, bald bläulich, bald grünlich gefärbt ist; diejenigen der lichtscheuen Eulenarten und zahlreicher Reptilien führen dagegen an der gleichen Stelle nur farblose oder einfarbige bald gelbe, bald rötlich gelbe Tropfen. Ganz abweichende Zapfenformen findet man bei Fischen und Vögeln, wo sich die Innenglieder zweier benachbarter Zapfen an der Basis sehr häufig miteinander verwachsen zeigen. Es entstehen hierdurch die sogenannten Zwillingszapfen, deren Entdeckung in der Regel HANNOVER[3] zugeschrieben wird, welche aber sicherlich schon vor ihm von LEHRSCH[4] gesehen und als *papillae bipedes* bezeichnet worden sind. An das Innenglied des Zapfens, von demselben nur durch eine seichte Einschnürung getrennt, setzt sich ein rundliches Gebilde, das Zapfenkorn (Fig. 112 *zk*) an, welches an seinem andren Pole, ebenso wie das Innenglied der Stäbchen, in einen radial verlaufenden Faden, die Zapfenfaser (Fig. 112 *zf*) ausläuft, indessen bereits einer andren später zu besprechenden Retinaschicht angehört.

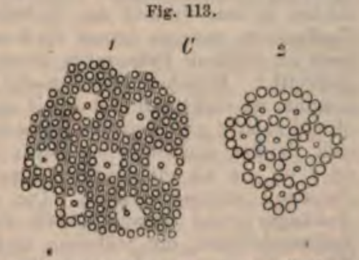
Die Schicht der Stäbchen und Zapfen ist nach innen von den folgenden Schichten durch eine feine Linie (*c* Fig. 111) scharf abgegrenzt. Diese Linie, „die Begrenzungslinie der Stäbchenschicht" (*limitans externa*, KOELLIKER[5]), wird von den dicht aneinander in einer Reihe liegenden inneren Enden der Stäbchen und den in gleicher Höhe liegenden Einschnürungen zwischen den Zapfenanschwellungen und Zapfenkörnern gebildet. Die Dicke der ganzen Schicht beträgt nach MUELLER 40—50 μ. Die Anordnung der Stäbchen und Zapfen ist in betreff der relativen Anzahl beider in einem bestimmten Raum verschieden an verschiedenen Stellen der Netzhaut, im allgemeinen jedoch so, daſs die Zapfen überall in regelmäſsigen Abständen voneinander stehen, die Zwischenräume zwischen ihnen durch einfache Stäbchen ausgefüllt sind. Sehr anschauliche Bilder dieser Anordnung erhält man, wenn man die Auſsenfläche der vorsichtig ausgebreiteten menschlichen Retina unter dem Mikroskope betrachtet, wo die Durchschnitte der Stäbchen als einfache kleine, diejenigen der Zapfen als groſse den umfangreicheren Innengliedern entsprechende Kreise mit konzentrischen kleinen den optischen Querschnitten der schmäleren Auſsenglieder zugehörigen Mittelkreisen erscheinen (Fig. 113 *C* 1. 2) und die Farbendifferenz eines bestimmten Retinabezirks, die gesättigt gelb tingierte *macula lutea*, mit besonderer Deutlichkeit hervortritt. Zugleich bemerkt man, daſs dieser ausgezeichnete Bezirk nur Zapfen ohne zwischenliegende Stäbchen enthält, daſs aber die Innenglieder dieser Zapfen Fig. 112 *B*) einen viel kleineren Querdurchmesser als diejenigen der mehr

---

[1] W. KÜHNE, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 193 u. 257.
[2] ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXV. p. 499.
[3] Vgl. M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 231.
[4] LEHRSCH, a. a. O. p. 41.
[5] Vgl. KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre d. Menschen.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 667 u. f.

peripherisch gelegenen besitzen. Erst nach dem Rande der *macula lutea* zu (Fig. 113 *C* 1) und eine kleine Strecke darüber hinaus rücken die grofsen übrigens in regelmäfsigen Bogenlinien nach der Peripherie der Netzhaut ausstrahlenden Kreise der Zapfenquerschnitte weiter und weiter auseinander und werden durch immer zahlreichere Stäbchenkreise voneinander getrennt. In einiger, immerhin jedoch in nicht sehr erheblicher Entfernung vom Rande des gelben Flecks hört diese Rarefaktion der Zapfen durch Stäbcheneinschaltung wiederum auf, und es bleibt nunmehr das Verhältnis von Stäbchen und Zapfen bis zum vorderen Rande der Retina, der *ora serrata*, unverändert (M. Schultze[1]). An der Grenze des gelben Flecks (Fig. 113 *C* 2) wird der kürzeste Abstand zweier Zapfenkreise von einem, weiter auswärts von 3—4 Stäbchenkreisen ausgefüllt. Die Gesamtzahl aller Zapfen der menschlichen Retina beträgt nach Salzer[2] rund etwa $3^1/_2$ Millionen.

Fig. 113.



Für die Lehre vom Raumsinn des Auges sind genaue Bestimmungen der Stäbchen- und Zapfendurchmesser von hoher Wichtigkeit, namentlich aber der letzteren, da dieselben an der Stelle des feinsten Raumsinns, der *fovea centralis*, allein vorhanden sind. Die ursprünglichen Angaben H. Muellers und Koellikers, dafs die Dicke der Zapfen 4—6 μ, in der Mitte des gelben Flecks 4 μ betrage, ist nachträglich von M. Schultze, H. Mueller selbst und Welcker[3] korrigiert worden. M. Schultze fand die Breite der menschlichen Zapfen an erhärteten und, wie er selbst meint, etwas geschrumpften Präparaten in der *fovea centralis* nur 2—2,5 μ, nach einer späteren Mitteilung[4], welcher die Untersuchungen frischer menschlicher Netzhäute zu Grunde lagen, im Zentrum der *fovea centralis* 3 μ, am Rande derselben 4 μ, in naher Übereinstimmung mit Welcker, welcher schon vorher durch sorgfältige Messungen für den Zapfendurchmesser in dem frischen Auge eines Hingerichteten einen Mittelwert von 3,3 μ aufgestellt hatte. Alle diese Zahlenangaben gelten indessen nur für die Innenglieder der Zapfen und zwar wahrscheinlich nur für den kontrahierten Zustand derselben (s. o.), die Aufsenglieder haben einen viel schmäleren Durchmesser, und zwar nach M. Schultze im Zentrum der *fovea centralis* nur eine Dicke von 0,5 μ, in den übrigen Abschnitten der Retina von etwa 1 μ.

Nach innen auf die *limitans externa* folgt die sogenannte Körnerschicht, welche ihrerseits noch in mehrere Unterabteilungen zerfällt. Das wesentliche Element derselben bilden kleine rundliche und spindelförmige Kerne mit Kernkörperchen nach Art des Zapfenkorns, dessen wir schon früher gedacht, und welches dieser Schicht angehört. In der Retina des Menschen teilt sich die Körnerschicht in zwei bald näher bald weiter auseinander liegende, durch eine radial gestreifte, nach M. Schultze aus einem feinsten nervösen Fasergeflecht zusammengesetzte Zwischenschicht (äufsere Zwischenkörner- oder Molekularschicht [*f* Fig. 111]) getrennte Abteilungen, die dicht an die Stäbchenschicht grenzende äufsere Körnerschicht (*d* Fig. 111) und die innere Körnerschicht (*g* Fig. 111). In der äufseren finden wir die schon erwähnten Zapfenkörner und die ihnen entsprechenden Stäbchenkörner. Beide Elemente sind als kernkörperhaltige von einem dünnen Proto-

---

[1] M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1860. Bd. II. p. 225.
[2] Salzer, *Wiener Stzber.* 1881. III. Abth. Bd. LXXXI. p. 7.
[3] M. Schultze, *Observ. de retinae struct. penitiori.* Bonn 1859, u. *Stzber. d. niederrh. Ges. in Bonn.* Juli 1861. p. 97; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 784. — H. Mueller, *Würzburger naturwiss. Ztschr.* Bd. II. p. 219. — Welcker, *Ztschr. f. rat. Med.* 3. R. 1863. Bd. XX. p. 176.
[4] M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 175.

plasmamantel umschlossene Zellkerne anzusehen. Während aber das Zapfenkorn zwischen Zapfeninnenglied und Zapfenfaser eingeschaltet liegt und gleichsam das verdickte Anfangsglied der letzteren darstellt, finden wir das Stäbchenkorn mitten in den Verlauf der Stäbchenfaser eingeschoben. Im Gegensatz zu dem Zapfenkorn, welches immer ein homogenes Aussehen hat, erscheint das Stäbchenkorn an frischen Präparaten durch Einlagerung von 1—2 hellen Bändern quergestreift.[1] Welcher histologische Wert den Zapfen- und Stäbchenkörnern zukommt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Es mufs dahingestellt bleiben, ob sie relativ gleichgültige Reste der embryonalen Zellen darstellen, aus welchen sich Zapfen und Stäbchen nebst ihren faserigen Anhängen entwickelt haben, oder ob sie als eingelagerte bipolare Ganglienzellen mit besonderer nervöser Funktion anzusehen sind. Die erstere Annahme zählt indessen die meisten Anhänger, und daraus erklärt sich, woher zur Zeit die letztgenannten drei Retinaschichten, die Stäbchen und Zapfen, die *limitans ext.* und die äufseren Körner häufig unter dem einheitlichen Namen der Sehzellenschicht zusammengefafst werden. Bei einigen Batrachiern haben LANDOLT und EMERY[2] in der äufseren Körnerschicht noch besondere „kolbenförmige Körper" beschrieben, stimmen jedoch in der Deutung derselben keineswegs untereinander überein. Ihr erster Entdecker, LANDOLT, läfst sie mit dem Bindegewebsgerüst der Retina, EMERY mit Opticusfasern in Zusammenhang stehen. Da die fraglichen Gebilde nur bei Batrachiern und auch hier nicht einmal bei allen Spezies vorzukommen scheinen, darf an diesem Orte wohl von einer genaueren Besprechung derselben abgesehen werden. Die Elemente der inneren Körnerschicht (*g* Fig. 111) sind ebenfalls nicht alle von gleicher Beschaffenheit. Von den äufsersten Lagen derselben (als *ganglion retinae* von W. MUELLER zusammengefafst) wird angegeben, dafs sie kleinen Ganglienzellen entsprechen, einen ungeteilten Fortsatz nach einwärts zur inneren Molekularschicht (*h* Fig. 111) und einen verästelten nach auswärts zur äufseren Molekularschicht (*f* Figur 111) entsenden.[3] Dagegen wird die innerste Reihe der inneren Körner dem nächstfolgenden Retinaabschnitt und zwar dem nicht nervösen Schwammgerüst desselben zugerechnet und als Schicht der Spongioblasten unterschieden. Über die chemische Natur der Stäbchen- und Zapfensubstanz ist nichts von Belang ermittelt. Nur soviel hat sich aus gewissen mikrochemischen Reaktionen ergeben, dafs Eiweifskörper sowohl in den Aufsen- als auch in den Innengliedern enthalten, dafs beide Stäbchenteile aber dennoch wesentlich voneinander unterschieden sein müssen. Der Eiweifsgehalt der Stäbchen und Zapfen wird dadurch bewiesen, dafs dieselben sich in allen Teilen nach Behandlung mit Zucker und Schwefelsäure rot färben, die chemische Differenz von Aufsen- und Innenglied dadurch, dafs sich das erstere nach Behandlung mit Überosmiumsäure ähnlich wie Myelin und Fett schnell und stark schwärzt, letzteres nur nach längerer Einwirkung des Reagens bräunt, wohingegen Karminlösungen nur dieses, jenes aber entweder gar nicht oder doch nur schwach tingieren. Von besonderem Interesse ist die Beobachtung BOLLS, dafs der rote Farbstoff (Sehpurpur, Rhodopsin), welcher die Aufsenglieder der Stäbchen und Zapfen durchdringt, unter dem Einflusse von Lichtstrahlen auf die frisch herausgenommene Retina verschwindet, während er bei Ausschlufs des Lichtes lange Zeit bestehen bleibt, ferner die Entdeckung KÜHNES, dafs während des Lebens der unaufhörliche Verbrauch des Sehpurpurs von dem Pigmentepithel und nicht direkt vom Blute ersetzt wird. Über das chemische Verhalten des Sehpurpurs ist wenig zu sagen. Löslich ist derselbe mit Einschlufs der ihn tragenden Substanz der Stäbchenaufsenglieder in Galle oder gallensauren Salzen, und wird auch in dieser Form

---

[1] HENLE, *Nachr. v. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.* 1864. p. 19, p. 305. — M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 175. (218.)

[2] LANDOLT, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1871. Bd. VII. p. 81. — EMERY, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 74. (Referat.)

[3] G. SCHWALBE, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane.* 1883. Bd. I. p. 191.

unter der Einwirkung von Licht gebleicht. Im Spektroskop absorbiert er alles Licht vom Gelbgrün bis zum Violett, während er letzteres anscheinend teilweise, Gelb, Orange, Rot aber ganz durchläfst. Spezifische Absorptionsbänder wie das Hämoglobin zeigt er nicht (W. KÜHNE[1]).

Es folgt als dritter Hauptabschnitt der Retina derjenige, welchen KOELLIKER als Lage grauer Hirnsubstanz bezeichnet hat, weil er gewisse charakteristische Elemente der letzteren, mehrästige (multipolare) Nervenzellen führt. Er zerfällt in zwei Unterabteilungen, eine äufsere, welche früher als eine feinkörnige von radialen Fasern durchsetzte Molekularmasse beschrieben und daher von VINTSCHGAU *stratum moleculare* (*h* Fig. 111) genannt wurde, und eine innere (*i* Fig. 111), welche aus dichtgedrängten multipolaren Ganglienzellen (Ganglienzellenschicht, *stratum gangliosum*, *ganglion nervi optici*) gebildet ist. In bezug auf die histologische Beschaffenheit der ersteren wird seit M. SCHULTZES Untersuchungen allgemein angenommen, dafs dieselbe ebenso wie die äufsere Zwischenkörnerschicht (*f* Fig. 111) aus einem ungemein dichten schwammartigen Netzwerk feinster Fäserchen besteht, von deren Bedeutung weiter unten die Rede sein wird. Die zweite Abteilung setzt sich je nach dem Orte, von welchem der geprüfte Retinaquerschnitt stammt, aus einer ein- oder vielfachen Lage echter Ganglienzellen zusammen, von denen jede mehrere verzweigte Fortsätze von der Beschaffenheit der an den zentralen Nervenzellen beobachteten (s. Bd. I. p. 517) zur vorigen Retinaschicht entläfst und einen unverzweigten Achsencylinderfortsatz aus der folgenden Retinaschicht in sich aufnimmt.[2] Die Angaben CORTIS und KOELLIKERS, dafs ein Teil der verzweigten Fortsätze unter sich direkt anastomisiere und daher zur Verbindung entfernt gelegener Ganglienzellen diene, bedürfen einer erneuten Kontrolle; die Behauptung von BLESSIG und LEHMANN, dafs es in der Retina gar keine multipolaren Ganglienzellen gebe, braucht heutzutage nicht mehr besonders widerlegt zu werden.

Wir kommen zur nächsten Schicht der Retina, der Nervenfaserschicht (*k* Fig. 111).[3] Dieselbe wird dadurch gebildet, dafs die im Sehnervenstamme eng zusammengepackten Opticusfasern (vergl. Bd. I. p. 516, Fig. 32) zu kleinen Bündeln vereinigt nach allen Seiten hin divergierend ausstrahlen. Der Stamm des Nerven selbst durchbohrt bekanntlich am hinteren Umfang und nach innen vom Ende der Augenachse die Häute des Augapfels, während seine beiden Scheiden in die feste äufsere Kapsel desselben, die Sclerotica, übergehen. Als kompaktes Bündel treten seine Fasern bis an die innere Netzhautoberfläche, bilden daselbst einen schwach gewölbten Hügel, den sogenannten *colliculus nervi optici*, aus dessen Mitte die Netzhautgefäfse heraustreten, beugen sämtlich unter rechtem Winkel nach allen Richtungen um und verlaufen radial in der Ebene der Netzhaut als deren innerste Schicht bis gegen die *ora serrata* hin. Betrachtet man die Fläche der Netzhaut von innen, so sieht man, dafs die Fasern einen Teil derselben aussparen, indem sie im Bogen um ihn herumlaufen oder an seinem Rande in die tieferen Schichten umbeugen; dieser Teil ist die *macula lutea*, deren innere Oberfläche also von der Ganglienzellenlage gebildet wird. Man sieht ferner, dafs besonders gegen die *ora serrata* hin die Fasern nicht eine dicht an der andren, ohne alle Lücken, sondern in Bündeln, die ein sehr spitzwinkeliges Maschennetz bilden, verlaufen. Querschnitte von verschiedenen Gegenden der Retina, die in der Richtung der Meridiane geführt sind, lehren dagegen, dafs die Dicke der Nervenfaserschicht von der Eintrittsstelle des Nerven nach allen Seiten hin gegen die *ora serrata* beträchtlich abnimmt, immer weniger Fasern übereinander verlaufen. Es verlieren sich auf ihrem Wege die einzelnen Fasern allmählich, bis endlich in

[1] W. KÜHNE, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 193.

[2] Vgl. CORTI, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1854. Bd. V. p. 87. — M. v. VINTSCHGAU, *Wien. Stzber. Math.-natw.* Cl. 1854. Bd. XI. p. 943. — REMAK, *Allgem. med. Centralztg.* 1854. No. 1; *Deutsche Klinik* 1854. No. 16. — SIRENA, vgl. W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. 1867. Bd. I. p. 164. — G. SCHWALBE, *Handb. d. gesammten Augenheilk.*, herausg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Leipzig 1874. Bd. I. Kap. IV. p. 379.

[3] Eine sehr detaillierte Schilderung des Faserverlaufs findet sich bei MICHEL in: *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, C. LUDWIG als Festgabe gewidmet. Leipzig 1875. p. LVI.

gröfserer oder geringerer Entfernung von der *ora serrata* keine derselben mehr übrig ist; Blessig behauptet sogar, dafs über den Äquator hinaus gar keine Nervenfasern mehr zu finden seien, während Koelliker dieselben bis dicht an die *ora serrata* verfolgt hat. Genaue Verlaufsbestimmungen der Retinanervenfasern haben wegen der aufserordentlich zarten Beschaffenheit der letzteren mit grofsen Schwierigkeiten zu kämpfen; sobald die Fasern den Stamm des Opticus verlassen haben, um auf die Netzhaut überzugehen, verlieren sie beim Menschen und den meisten höheren Wirbeltieren ihre Markscheide und verlaufen von nun an als nackte, sehr leicht zerreifsliche Aschencylinder feiner und feinster Art. Hieraus erklärt sich, dafs es weder auf Flächenansichten noch auf Querschnitten bis jetzt gelungen ist, das Schicksal aller dieser nach der Peripherie der Netzhaut zu allmählich spärlicher und spärlicher werdenden Fasern unmittelbar zu beobachten. Indessen hat die Annahme, dafs die Achsencylinderfortsätze der multipolaren Ganglienzellen des *stratum ganglionare* von Opticusfasern gebildet werden, ein erheblicher Anteil der letzteren also in jenen Elementen sein vorläufiges Ende finde, viel Wahrscheinlichkeit. Auch in der Nervenfaserschicht der Retina bemerken wir jene senkrecht zur Netzhautfläche laufenden Gewebszüge, die wir besonders in den mittleren Schichten sahen, und zwar finden wir die dünnen Fasern oder Fäden hier zu Bündeln geordnet, welche die Spalten und Maschen in dem Netz der Nervenbündel ausfüllen, durch diese Lücken hindurch bis an die innerste Oberflächenschicht der Retina, die *membrana limitans interna*, eine strukturlose Membran, treten und sich an dieselbe anheften oder sie vielmehr geradezu bilden.

Die radialen Fasern, welche alle Schichten der Netzhaut von der Stäbchenschicht bis zur Grenzmembran senkrecht durchsetzen, haben wir jetzt noch einer speziellen Betrachtung zu unterwerfen. Die seit ihrer Entdeckung durch H. Mueller eingebürgerte Ansicht, dafs sämtliche radiären Elemente der Netzhaut nervöser Natur, leitende Kommunikationsfasern zwischen der äufsersten Schicht und den Opticusfasern seien, hat sehr bald durch H. Mueller selbst, vor allem aber durch M. Schultze[1] eine wesentliche Umgestaltung erlitten. Es hat sich unzweifelhaft herausgestellt, dafs zwei Klassen radialer Netzhautelemente von grundverschiedener Natur und Bedeutung zu unterscheiden sind, wirklich nervöse Fasern, zu denen die von den inneren Stäbchenenden und den Zapfenkörnern ausgehenden Fäden gehören, und nichtnervöse Fasern, welche die Bedeutung eines indifferenten Stützapparates haben. Erstere, die sogenannten Stäbchen- und Zapfenfasern, sind beide ihrem ganzen Verhalten nach als Achsencylinder anzusehen, welche von einer besonderen zuerst von Merkel[2] wahrgenommenen Scheide umschlossen werden. Nur darin unterscheiden sie sich einigermafsen voneinander, dafs die Stäbchenfasern erheblich dünner als die Zapfenfasern sind, und dafs, wie schon angegeben, der kernkörperhaltige Kern, welchen wir als Zapfenkorn kennen gelernt haben, am Ursprungspunkte der Zapfenfaser, derjenige der Stäbchenfaser, das Stäbchenkorn, in den Verlauf der letzteren eingeschaltet ist. Beide Fasern durchsetzen die ganze äufsere Körnerschicht und können deutlich bis zur äufseren Zwischenkörnerschicht verfolgt werden. Hier angelangt verbreitern sich die Zapfenfasern zu einem platten Fufse, aus dessen Sohlenfläche bei guten Isolationspräparaten eine Anzahl feiner Fäserchen hervortritt, während die Stäbchenfasern nach M. Schultze scheinbar mit einer knopfförmigen Anschwellung aufhören, welche keine Andeutung weiterer Fortsatzbildungen wahrnehmen läfst. Über das fernere Verhalten der Zapfen- und Stäbchenfasern liegen sichere Beobachtungen nicht vor. Der Behauptung Merkels[3], dafs die Zapfenfasern ohne vorherige Auffaserung und ohne Änderung ihres geraden Verlaufs unmittelbar durch die äufsere Zwischenkörnerschicht hindurch mit den inneren Körnern in Verbindung treten, können wir nicht beipflichten. Vielmehr glauben wir immer

[1] M. Schultze, *De retinae structura penitiori.* Bonn 1859; *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 165 u. 175. 1871. Bd. VII. p. 244.
[2] Merkel, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 642.
[3] Merkel, *Arch. f. Ophthalm.* 1876. Bd. XXII. Abth. 4. p. 1.

och an der älteren Hypothese M. Schultzes[1] festhalten zu müssen, nach elcher die einheitlichen Achsencylinderstränge der Stäbchen- und Zapfenfasern n der Grenze der äufseren Zwischenkörnerschicht in Fibrillen (Achsenfibrillen) zerallen und den feinen in letzterer enthaltenen engmaschigen Nervenplexus herstellen elfen; dann erst erfolgt auf vielfachen Umwegen ein Übergang der Nervenibrillen zu den inneren Körnern und zuletzt auf freilich nicht direkt beobachtete Weise zu den multipolaren Ganglienzellen der eigentlichen Ganglienzellenschicht, velche ihrerseits den Zusammenhang mit den Opticusfasern der innersten Retinaschicht vermitteln. Bezüglich der Angaben W. Muellers[2], welcher bei Amphibien einen direkten Zusammenhang von feinen Ästen der Ganglienzellenausläufer mit den äufseren Körnern und einen seitlichen Ansatz dieser als Nervenendfasern zu betrachtenden Fibrillen an die in der äufseren Körnerschicht befindlichen Stäbchen- und Zapfentheile beschreibt, müssen wir uns in Ermangelung eigner Beobachtungen jedes Urteiles enthalten. Vorläufig scheint diese Beobachtung mit den von Langerhans[3] an Petromyzon gemachten Erfahrungen zu kollidieren, wonach die Ganglienzellenausläufer unmittelbar in Stäbchen- und Zapfenfasern übergehen, ein Nachweis, welcher hier deshalb glückte, weil die Ganglienzellen- und Nervenfaserschicht der Petromyzonretina nach aufsen und nicht wie bei den übrigen Wirbeltieren einwärts von den inneren Körnern gelegen und folglich der Stäbchen- und Zapfenschicht viel näher gerückt ist (M. Schultze).[4] Sollte es, wie kaum zu erwarten, mit beiden Angaben seine Richtigkeit haben, so würde der Schlufs fast unvermeidlich werden, dafs der Typus der Opticusendigung mit den Tierklassen variiert. Die zweite Klasse, die Radialfasern im engeren Sinne, sind breitere, blasse, unregelmäfsig konturierte, leicht vergängliche Fasern oder Bänder, welche nach M. Schultze während ihres Verlaufes von ihren Rändern aus nach allen Seiten Äste abgeben, welche letztere unmittelbar nach ihrem Ursprung sich in ein unendlich feines, nur mit den stärksten Vergröfserungen wahrnehmbares, engmaschiges Netzwerk auflösen. Dieses Netzwerk (*fulcrum*, W. Mueller), welches die Grundlage der gesamten Retina bildet, umspinnt alle nervösen Elemente derselben, ohne jedoch mit ihnen anatomisch zusammenzuhängen, und tritt in dem sogenannten *stratum moleculare* am reinsten hervor, ausschliefslich von den nach auswärts laufenden feinsten Nervenfasern durchsetzt. Im allgemeinen von zarter und leicht zerstörbarer Beschaffenheit, nimmt es in der äufseren Körnerschicht eine festere Gestalt an, und bildet daselbst die von Merkel beschriebenen Scheiden um Stäbchenfasern, Zapfenfasern und die in beiden enthaltenen Kerne (Fig. 114 *A*). In der Stäbchen- und Zapfenschicht entwickelt es sich zu den die Innenglieder umschliefsenden Faserkörben und deren röhrenartigen Fortsetzungen auf die Aufsenglieder, in der Ganglienzellen- und Opticusfaserschicht endlich zu relativ derben Strängen, welche radialen Verlaufs bis zur inneren Glaskörperfläche der Retina vordringen und dort mit breiten kernhaltigen Fufsstücken zu der Grenzmembran der Retina, der *limitans interna*, untereinander verschmelzen. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dafs das Stützgerüst der Retina mindestens zu einem grofsen Teile aus Zellen hervorgegangen ist, deren Kerne man den dickeren Fasern hin und her anliegend findet, und von denen auch gröfsere Reste in Gestalt endothelialer Platten[5] hier und da namentlich in den innersten beiden Schichten der Retina angetroffen werden. Ob es hierbei zur Bildung echter Bindegewebsfibrillen kommt, ob speziell die Scheiden der Stäbchen- und Zapfenfasern und die mit ihnen zusammenhängenden Faserkörbe aus feinen untereinander verkitteten Fibrillen (M. Schultze) oder aus homogenen feingefältelten Membranen (Merkel)

[1] M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 175, u. 1867. Bd. III. p. 215.
[2] W. Mueller, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, C. Ludwig als Festgabe gewidmet. Leipzig 1875.
[3] P. Langerhans, *Unters. üb. Petromyzon Planeri.* Freiburg i./Br. 1873.
[4] M. Schultze, *Stzber. d. niederrh. Gesellsch. zu Bonn.* 8. Novbr. 1871.
[5] Golgi u. Manfredi u. Rivolta, vgl. *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* v. Hofmann u. Schwalbe, 1872. p. 222. — G. Schwalbe, *Handb. d. gesammten Augenheilk.* v. A. Graefe u. Th. Saemisch. Bd. I. Kap. IV.

gebildet werden, ist eine Frage von rein histologischem Interesse. Ebenso läfst sich darüber diskutieren, ob die *membrana limitans* eine durch Verschmelzung der inneren Radialfaserenden gebildete Bindegewebsplatte (REMAK, VINTSCHGAU, BERGMANN, BLESSIG, M. SCHULTZE) oder eine besondere Glashaut ist, an welche sich die Radialfasern nur ansetzen (KOELLIKER).

Eine besondere Betrachtung verdient noch der in mancher Beziehung abweichend gebaute gelbe Fleck wegen seiner physiologischen Wichtigkeit als derjenige Teil der Retina, welcher die schärfste Gesichtswahrnehmung vermittelt. Es ist dies bekanntlich beim Menschen eine durch ihre gesättigt gelbe Färbung ausgezeichnete eirunde Stelle, welche etwas über 2,2 bis 4,45 mm nach aufsen von dem *colliculus (papilla) nervi optici* beginnt und in ihrem kleinsten Durchmesser etwa 0,7 mm, im gröfsten etwa 2 mm breit ist. Fast in ihrer Mitte, dem inneren Ende jedoch etwas näher, unterscheidet man die ungefärbte *fovea centralis*, eine vertiefte Grube von eckiger Gestalt (BERGMANN) und 0,18 bis 0,23 mm Durchmesser (KOELLIKER).[1] An Präparaten, welche in Chromsäure erhärtet sind, sieht man eine etwas erhabene Falte, *plica centralis*, von dem Rande des Opticuseintrittes bis zum gelben Fleck verlaufen, welche indessen im Leben nicht existiert, wie HANNOVER, HENLE, H. MUELLER, KOELLIKER, KRAUSE und WELCKER an frischen Augen von Hingerichteten oder kürzlich Verstorbenen nachwiesen. Einige haben auch die Existenz der *fovea centralis* im Leben leugnen wollen. Das Vorhandensein derselben geht aber schon mit Notwendigkeit aus dem Umstande hervor, dafs die Retina an der betreffenden Stelle eine durch Messungen konstatierte sehr beträchtliche Verdünnung (nach BERGMANN um $^1/_5$) erleidet[2], überdies ist sie aber auch vielfach auf den Netzhäuten eben Gestorbener direkt gesehen worden. BERGMANN beobachtete ferner zwei den gelben Fleck von oben und unten umfassende Randwülste, gebildet durch die im Bogen herumlaufenden Nervenbündel; ob diese im Leben vorhanden sind, ist fraglich, um so mehr, da man auf der Rückseite der Retina diesen Wällen entsprechende Thäler findet (BLESSIG).[3] KRAUSE sah indessen die Wälle in der unmittelbar nach dem Tode untersuchten Retina eines Enthaupteten ebenfalls. Was nun das Verhalten der einzelnen Retinaschichten am gelben Fleck betrifft, so ist schon oben bemerkt, dafs derselbe nur Zapfen, keine Stäbchen führt[4], und dafs ferner die Nervenfaserschicht in seinem Bereiche fehlt, die *membrana limitans interna* also unmittelbar dem *stratum ganglionare* aufliegt. Weiterhin im schrägen Absturz gegen die *fovea centralis* erleiden aber auch die übrigen Netzhautschichten mit einziger Ausnahme der durchweg erhalten bleibenden Sehzellenschicht, d. h. der Zapfen samt *limitans ext.* und Zapfenkörnern, eine schnelle und vollständige Reduktion, bis endlich am Boden der *fovea centralis* von ihnen allen nur noch eine schmale Lamelle spongiöser Stützsubstanz geliefert wird, welche sich zwischen die Zapfenkörner und die *limitans interna* einschiebt, und von welcher nur ältere Beobachter[5] angeben, dafs sie noch eine dünne Lage von Ganglienzellen beherberge. Als letztes auszeichnendes Merkmal der *macula lutea* und *fovea centralis* verdient schliefslich das abweichende Verhalten der Zapfenfasern Erwähnung. Dieselben verlaufen, den vielfach bestätigten Angaben BERGMANNS gemäfs, in der Sehgrube nicht, wie in den übrigen Netzhautabschnitten, radial, sondern tangential von der Mitte der Fovea nach den Randteilen derselben (*e* Fig. 110), was sich einfach aus dem vorhin beschriebenen seitlichen Zurückweichen der anderweitigen, den notwendigen Zielpunkt der Zapfenfasern bildenden Retinaschichten erklärt. Dafs die Zapfen des gelben Fleckes und besonders der Zentralgrube dünner als die peripherischen sind, an Querdurchmesser beinahe

---

[1] BERGMANN, *Ztschr. f. rat. Med.* 1854. N. F. Bd. V. p. 245. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 676. — Vgl. auch LANDOLT, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1871. p. 705. — KUHNT, *Bericht üb. d. 13. Versamml. d. ophthalmolog. Gesellsch.* Heidelberg 1881. p. 141.

[2] Vgl. auch M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 175.

[3] BLESSIG, *De retinae struct. disquis. microscop.* Diss. inaug. Dorpat 1855.

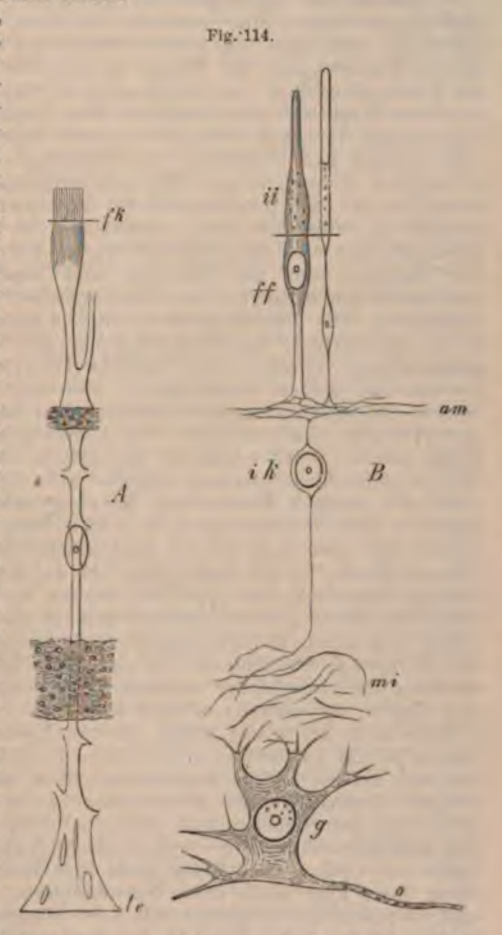
[4] HENLE, *Ztschr. f. rat. Med.* 1851. N. F. Bd. II. p. 305.

[5] H. MUELLER u. KOELLIKER, a. a. O.

[de]n Stäbchen gleich kommen, wurde bereits oben betont. Hinzuzufügen wäre [hi]er nur, dafs spätere Beobachter[1] die von M. SCHULTZE gezeichnete Einbie[g]ung der *lim. externa* (s. Fig. 110) am Grunde der *fovea centralis* nicht wieder[g]efunden haben, sondern die Zapfen geradlinig ohne Anwachsen ihrer Längen[d]imension über dieselbe hinwegziehen lassen.

Rekapitulieren wir kurz, [w]as sich aus dieser ausführlichen [B]eschreibung der einzelnen Schich[t]en für die Konstruktion der Netz[h]aut im ganzen ergibt. Es be[s]teht dieselbe aus einem in[d]ifferenten Gerüste und dem in [d]asselbe eingebetteten Percep[t]ionsendapparat der Opticusfasern. Das erstere, *A* Fig. 114, wird gebildet von den unregelmäfsigen radialen Stützfasern und ihrem feinen Verästelungsnetz und reicht von der *membrana limitans interna* (*le* Fig. 114 *A*) bis zu den Faserkörbchen der Stäbchen und Zapfen (Fig 114 *A fk*). Der letztere (*B* Fig. 114) besteht aus folgenden Elementen. Alle in der Nervenfaserschicht verlaufenden Opticusfasern *o* biegen an irgend einer Stelle der Netzhaut in die nächst äufsere Schicht um, inserieren sich mindestens zum grofsen Teil in eine der daselbst befindlichen Nervenzellen *g* und werden hierdurch mit dem aus diesen entspringenden feinen nervösen Plexus der inneren Molekularschicht *mi* in Verbindung gebracht. Die varikösen Fibrillen der letzteren begeben sich alsdann zu den inneren Körnern (*ik*), bilden einen neuen Plexus in der äufseren Zwischenkörnerschicht *am* und treten schliefslich wahrscheinlich zu mehreren vereinigt in die Bahn der Stäbchen- und Zapfenfasern *ff* und die Stäbchen- und Zapfeninnenglieder *ii*. Die grofse Vervielfältigung der Opticusfasern durch Ganglienzellen der Ganglienzellenschicht und die direkte Verflechtung feiner nervöser Fibrillen in den tiefer einwärts gelegenen Schichten der Retina, welche nach dem eben entworfenen Bilde von dem Nervenfaserverlauf in der Netzhaut vorauszusetzen sind, führt notwendig zu der Vorstellung, dafs jede einzelne Faser des Opticusstammes nicht nur mit einem einzigen Stäbchen oder Zapfen, sondern mit mehreren derselben in Beziehung steht, eine Vorstellung, welcher schon deshalb wird Raum gegeben werden müssen, weil die Zahl der im Sehnervenstamme enthaltenen Primitiv-

Fig. 114.



[1] Vgl. MERKEL, G. SCHWALBE, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorg.* 1883. Bd. I. p. 113.

röhren (ca. 1 Million nach KRAUSE, ½ Million nach SALZER[1]) von derjenigen der Stäbchen allein schon um das hundert- oder gar zweihundertfache übertroffen wird, und welche überdies physiologisch bei der Erklärung der Farbenperception und namentlich der Kontrasterscheinungen kaum entbehrt werden kann.

Soweit die histologischen Thatsachen. Es handelt sich jetzt noch um ihre physiologische Interpretation, und diese drängt sich in die Beantwortung der Frage zusammen: in welcher Beziehung stehen die beschriebenen mannigfachen Formelemente der Retina zu den Nerven und zur Funktion der Retina als Perceptionsorgan der Schwingungen des Lichtäthers? Die Antwort kann nur eine Hypothese sein, trotzdem aber bestimmt ausfallen, da im Grunde nur eine einzige Hypothese möglich ist, durch welche die histologischen Thatsachen ohne Zwang den Postulaten der Physiologie angepafst werden können. Das ist die von KOELLIKER und MUELLER aufgestellte Ansicht, dafs die Stäbchen und Zapfen als peripherische Endigungen der Opticusfasern, als Organe zu betrachten sind, in welchen die Lichtstrahlen einen unbekannten physikalischen oder chemischen Vorgang hervorrufen, welcher seinerseits erst die Erregung der mit Stäbchen und Zapfen zusammenhängend gedachten Nervenfibrillen bedingt. Die physiologischen Gründe, welche uns unabweisbar zwingen, die Aufnahmeorgane der Lichtwellen aufserhalb der Opticusfasern zu suchen, die Thatsachen, welche direkt beweisen, dafs diese Aufnahmeorgane hinter den Opticusfasern in der Retina liegen müssen, werden uns später beschäftigen. Anatomischerseits mufs schon der nachgewiesene Zusammenhang der Stäbchen und Zapfen mit Gebilden, welche ganz unverkennbar den Charakter von Achsencylindern tragen, der Stäbchen- und Zapfenfasern, jener Annahme wesentliche Stützen verleihen. Noch gröfsere Wahrscheinlichkeit gewinnt dieselbe aber durch den Farbenwechsel, welchen nach der schönen Entdeckung BOLLS gerade die Substanz der Aufsenglieder während ihrer Bestrahlung (s. o. p. 320) wahrnehmen läfst, und wird geradezu notwendig, wenn man gewisse anatomische Verhältnisse bei niederen Tierarten (Cephalopoden) in Betracht zieht, bei welchen die Stäbchenschicht nicht wie bei den Menschen und den Wirbeltieren die äufserste, sondern die innerste Lage der Retina bildet[2], und bei welchen nach M. SCHULTZES[3] Untersuchungen einzig und allein die Aufsenglieder dem einfallenden Lichte ausgesetzt sind, alle übrigen Retinaelemente von dunklem Pigment eingehüllt werden und jeder direkten Lichteinwirkung entzogen sind. Darüber zu streiten, ob die Stäbchen und Zapfen nervöser Natur sind oder nicht, erscheint überflüssig. Wir haben deshalb auch davon abgesehen, die von HENLE[4] vorgeschlagene Sonderung der Retina in ein äufseres musivisches, die Stäbchenschicht, *membrana limitans ext.* und äufsere Körner umfassendes Blatt, und in ein inneres nervöses, die übrigen Retinaschichten einschliefsendes, zu adoptieren. Die histologische Beziehung der Stäbchen und Zapfen zu echten Achsencylindern, den Stäbchen- und Zapfenfasern, und ihre hypothetische funktionelle Beziehung zu den Nervenfasern des Opticus rechtfertigt wohl ihre Bezeichnung als Nervenendapparate; allein darin liegt noch keine Notwendigkeit, dafs sie in ihrer histologischen und chemischen Konstitution mit Nervenfasern und Nervenzellen identisch sind. Im Gegenteil ist *a priori* fast die Annahme notwendig, dafs sie sich von diesen unterscheiden, weil sie eben eine Leistung zu vollführen haben, deren die Nervenelemente selbst unfähig sind, d. i. Lichtwellen in jenen Molekularprozefs, den wir in der leitenden Nervenfaser vorauszusetzen haben, umzuwandeln. An dieser Auffassung würde auch nichts geändert werden dürfen, selbst wenn die Durchschneidung des *n. opticus* wirklich eine fettige Degeneration nur der eigentlichen Nervenfaserschicht oder, wie W. KRAUSE

[1] KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 167. — SALZER, *Wiener Stzber.* 1881. III. Abth. Bd. LXXXI. p. 7.

[2] Vgl. HENSEN, *Über d. Auge einiger Cephalopoden.* Leipzig 1865; Abdruck aus dem XV. Bd. d. *Ztschr. f. wiss. Zoologie.*

[3] M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1869. Bd. V. p. 1.

[4] HENLE, *Handb. d. system. Anat.* Bd. II. 2. Aufl. 1873. p. 681. — Vgl. dagegen auch M. SCHULTZE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 378.

ıgibt, auch noch der eigentlichen Ganglienzellenschicht zur Folge haben sollte.[1] ierdurch würde nur bewiesen werden, entweder daſs die Ernährung der übrigen etinaelemente von andern peripheren Zentren, vielleicht von den inneren der äuſseren Körnern aus, reguliert wird, oder daſs die nervösen Elemente der ach auswärts von der Ganglienschicht gelegenen Retinapartien in gewisser Veise von gemeinen Nervenfasern abweichen, ein Schluſs, welcher offenbar nit der vorhin ausgesprochenen auf physiologische Gründe gestützten Annahme n völligem Einklange steht. Blessigs Versuche, die Stäbchen und Zapfen der Retina als Bildungen bindegewebiger Natur zu erweisen, bedürfen bei dem heuigen Stande unsrer entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse[2] keiner besonderen Widerlegung mehr. Von Interesse bleiben jedoch immerhin noch die subtilen mikrochemischen Untersuchungen C. Schmidts[3], auf welche Blessig seine Deduktionen zum Teil gestützt hat, und welche lehren, daſs in der Retina entschieden keine erhebliche Menge leimgebender Substanz enthalten ist, während sich aus ihr zwei Substanzen gewinnen lassen, welche in ihren Reaktionen weder mit Chondrin, noch mit Knochenleim, noch mit den bekannten Albuminaten völlig übereinstimmen. Ganz im Einklange scheint damit zu stehen, wenn Ewald und Kühne[4] finden, daſs das Pankreaspepsin bestimmte Gewebszüge in der grauen Substanz der nervösen Zentralorgane und das verwandte Stützwerk der Retina ebensowenig, wie die echten Hornstoffe, aufzulösen vermag, und daraus schlieſsen, daſs die ersteren häufig als spongiöses Bindgewebe bezeichneten Bildungen Abkömmlinge epithelialer Natur, Produkte des embryonalen Hornblattes, sind.

Zwischen die Auſsenwelt und die Netzhautfläche ist ein System durchsichtiger Medien, Gewebe und Flüssigkeiten von beträchtlichem, bei den einzelnen Teilen des Systems verschiedenem Brechungsvermögen eingeschoben, durch welche hindurch die Schwingungen des Lichtäthers sich fortpflanzen müssen, um die Retina zu treffen und zu erregen. Es stellt dieses System einen kollektiv-dioptrischen Apparat dar, welcher die auf seine Auſsenfläche treffenden parallelen oder divergierenden Lichtstrahlen in der Weise bricht, daſs sie in einem Punkte sich vereinigen; dieser Vereinigungspunkt fällt in die Ebene der Netzhaut oder richtiger, kann durch gewisse Veränderungen im Apparat immer in diese Ebene gebracht werden. Es besteht der Apparat aus der uhrglasförmig gewölbten Hornhaut, dem hinter ihr befindlichen Augenkammerwasser, der Kristalllinse und dem Glaskörper; die topographischen Beziehungen dieser Teile zueinander müssen wir als aus der Anatomie völlig bekannt voraussetzen, wir erörtern hier nur kurz die histologischen Verhältnisse.

Die Hornhaut, *cornea*, das vorderste stärker gewölbte Segment der Sclerotica, besteht aus drei Lagen: 1. einem äuſseren Überzug, der *conjunctiva corneae*, 2. der eigentlichen Hornhaut, 3. einem inneren gegen die Augenkammer gekehrten Überzuge, der Descemetschen Haut. Die mittelste Lage bildet die Hauptmasse der Hornhaut; sie gehört in die groſse Klasse von Geweben, welche aus einer Intercellular- oder Grundsubstanz mit eingelagerten Zellen zusammengesetzt sind. Zu einem speziellen Eingehen auf die Kontroversen über den feineren Bau der eigentlichen Hornhautsubstanz ist hier nicht der Ort. Wir verweisen dieserhalb auf die unten verzeichneten histologischen, beziehungsweise anatomischen Lehrbücher und Abhandlungen[5], wollen jedoch nicht unterlassen zu bemerken, daſs hinsichtlich derjenigen Punkte, welche

---

[1] Aem. Lehmann, *Exper. quaedam de nervi optici dissecti ad retinae texturam vi et effectu.* Dissert. inaug. Dorpati 1857. — W. Krause, s. *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* von Henle u. Meissner. 1867. p. 132, u. *Die Membrana fenestrata der Retina.* Leipzig 1868.

[2] Vgl. M. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 371. — W. Mueller, a. a. O. — Krause, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 166.

[3] C. Schmidt, s. Blessigs *Dissertation*, cit. o. p. 323, Anhang p. 67, 82.

[4] A. Ewald u. W. Kühne, *Verhandl. d. naturhistor.-medicin. Vereins zu Heidelberg.* 1876. N. F. Bd. 1. Heft 5.

[5] Koelliker, *Handb. d. Gewebel. d. Menschen.* 5. Aufl. Leipzig 1867. — Krause, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. — Henle, *Handb. d. system. Anat.* Braunschweig 1876. 2. Aufl. Bd. II. — F. v. Recklinghausen, *Die Lymphgefäſse u. ihre Bezieh. z. Bindegewebe.* Berlin 1862. — Schweigger-Seidel, *Arb. a. d. physiol. Anst. z. Leipzig.* 1869. p. 121. — Rollett,

uns von Interesse sein können, wenigstens zur Zeit ziemlich allgemeine Übereinstimmung herrscht. Was zunächst die Intercellularsubstanz der Cornea betrifft, so besteht dieselbe aus platten Bändern, welche nach Behandlung mit geeigneten Macerationsmitteln (Kalk-, Barythydrat, übermangansaures Kali) in geradlinig verlaufende Fibrillen feinster Art, wie wir sie aus den leimgebenden Geweben, besonders massenhaft aus den Muskelsehnen, zu isolieren vermögen, sich zerlegen lassen. Nur darin unterscheiden sich beide äufserlich einander auf das genaueste entsprechenden Formelemente, dafs sich die Cornealfibrillen nach anhaltendem Kochen unter Bildung von Chondrin, nicht aber wie die echten Bindegewebsfibrillen unter Bildung von Leim auflösen (J. Mueller). Zusammengehalten werden die Cornealfibrillen durch eine Kittsubstanz, deren chemische Natur schon früher Gegenstand unsrer Besprechung gewesen ist (s. Bd. II. p. 17), und deren optisches Brechungsverhältnis demjenigen der Fibrillen selbst so nahe steht, dafs feinste in *humor aqueus* untersuchte Präparate der Cornea nicht die geringste Andeutung eines faserigen Aufbaues erkennen lassen. Die breiten aus der bündelweisen Vereinigung der Cornealfibrillen hervorgehenden Bänder laufen im allgemeinen der Cornealfläche parallel, ausgenommen davon sind nur einige wenige den vorderen Schichten angehörige, welche aus den mehr einwärts gelegenen Regionen der Hornhaut emporsteigen und sich bisweilen unter einem nahezu rechten Winkel, meist jedoch in schräger Richtung, an die vordere Begrenzungsschicht der Cornea anheften, die sogenannten Stützlamellen. Die Bänder der ersten Art kreuzen sich untereinander und mit denen der zweiten Art auf das mannigfaltigste, lassen dabei aber an zahlreichen Stellen mikroskopisch kleine durch enge Spalten vielfach miteinander kommunizierende Lücken zwischen sich frei, deren Dimensionen in der Richtung von vorn nach hinten äufserst unbedeutend, nach allen zur Cornealebene parallelen Richtungen dagegen verhältnismäfsig beträchtlich entwickelt sind. Färben wir die Grundsubstanz der Cornea nach dem Verfahren von His und von Recklinghausen durch Höllenstein schwarz, so müssen uns folglich die Flächenbilder derselben bei mikroskopischer Betrachtung von sternförmig gestalteten auf dem dunklen Untergrunde licht hervortretenden Figuren durchsäet erscheinen, welche dem seiner Entstehung nach geschilderten Lückennetz der Cornea entsprechen und in unsrer Abbildung (Bd. I. Fig. 25) treu nach der Natur wiedergegeben worden sind. In diesem Lückennetz, dessen Vorhandensein übrigens auch durch Injektionen mittels farbiger Lösungen sichergestellt worden ist, und zwar wandständig zu demselben, liegen die Zellen der Hornhaut, die sogenannten Hornhautkörperchen, platte, sternförmige kernhaltige Zellen, welche sich nach beiden Enden oder nach mehreren Seiten hin in dünne Ausläufer fortsetzen und durch dieselben wohl auch bisweilen, keineswegs aber regelmäfsig in anastomotische Verbindung miteinander treten. Ebenso wie die ihnen verwandten Bindegewebszellen liegen sie mit ihrem protoplasmatischen membranlosen Körper der Intercellularsubstanz nicht direkt auf, sondern werden von letzterer durch eine zarte elastische Platte von unregelmäfsiger Gestalt (vgl. Bd. I. p. 272) getrennt. Der übrige Inhalt des Lückennetzes der Cornea wird von Parenchymflüssigkeit und hier und da von spärlichen Lymphzellen mit amöboid beweglichem Protoplasma gebildet. Rollett, Ranvier u. a. leugnen die Existenz der eben erwähnten elastischen Zellplatten und lassen die Cornealspalten von membranlosen vielstrahligen Zellen locker erfüllt sein, welche vermöge ihrer zahlreichen Ausläufer vielfach untereinander anastomosieren. Blutgefäfse enthält die Cornea nur in ihrem äufsersten an die Sclera grenzenden Rande; die von ebendaher in sie eintretenden Nervenästchen entstammen sämtlich dem *ram. ophthalmicus* des *n. trigeminus* und sind ausnahmslos sensibler Natur; ihr terminales Verhalten ist bereits früher (Bd. II. p. 143) geschildert worden. Wirkliche Lymphgefäfse fehlen der Hornhaut gänzlich.

STRICKERS *Handb. d. Lehre v. d. Geweben.* Leipzig 1868—70. p. 1091. — WALDEYER. *Handb. d. gesammten Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. 1874. Bd. I. Kap. II. — RANVIER. *Leçons d'anatom. générale. Cornée.* Paris 1881.

Über die chemische Beschaffenheit ihres Parenchymsaftes wissen wir so ut wie nichts. Ob die neutral reagierende Flüssigkeit, welche O. Funke[1] aus erschnittenen Hornhäuten von Kalbsaugen ausprefste, reiner Parenchymsaft ewesen ist, mufs füglich bezweifelt werden. Die Analyse derselben ergab die Anwesenheit von verhältnismäfsig viel Natronalbuminat, von Serumalbumin und von geringen Mengen Kasein, alles Stoffe, welche für die Charakteristik eines Gewebes oder Organs keine spezifische Bedeutung besitzen; die Mineralbestandteile und ihre relativen Mengenverhältnisse konnten der geringen Quantität wegen nicht genauer bestimmt werden. Welchem Gewebsteile die ausgeschnittene Cornea das Vermögen verdankt, in fibrinogenen serösen Transsudaten den Prozefs der Fibrinbildung auszulösen (A. Schmidt), ist ebenfalls unbekannt. Möglicherweise ist die Quelle der Fibringeneratoren (Fibrinferment, fibrinoplastische Substanz), welche als die notwendige Voraussetzung hierfür anzusehen sind, überhaupt gar nicht in einem eigentlichen Formelement der Hornhaut, sondern in den in ihr enthaltenen Lymphzellen zu suchen. An der vorderen konvexen Fläche geht die eigentliche Hornhaut ohne scharfe Grenze in eine dünne durchsichtige Lamelle über, die Bowmansche Grundmembran, welche samt dem ihr aufgelagerten mehrschichtigen Pflasterepithel als Conjunctiva (Bindehaut) der Cornea bezeichnet zu werden pflegt und sich am peripheren Rande derselben auch wirklich in kontinuierlichem Zusammenhange mit der *conjunctiva bulbi* befindet. Bei Maceration mit Lösungen von Barythydrat, Kalkhydrat oder übermangansaurem Kali zerfällt dieselbe wie Sehnengewebe und wie die Hornhaut selbst in feine geradlinige Fibrillen. Die innere konkave Fläche der Hornhaut ist ebenfalls von einer durchsichtigen Membran, der Descemetschen oder Demoursschen Glashaut, überkleidet, welche sich aber in Gegensatz zu der Bowmanschen Grenzmembran stets scharf gegen die eigentliche Cornealsubstanz absetzt und ohne grofse Schwierigkeit isoliert dargestellt werden kann. Von älteren Mikroskopikern allgemein für strukturlos und für durchaus homogen angesehen, wurde zuerst von Tamamschef, sodann namentlich von Schweigger-Seidel[2] auf mannigfache Strukturdifferenzen und auf eine möglicherweise fibrilläre Zusammensetzung derselben hingewiesen. Am Rande der Cornea löst sich die Descemetsche Membran ringsum in ein Netz äufserst zarter Bälkchen auf, welche zum gröfsten Teile nach hinten umbiegend als *ligamentum pectinatum* auf die vordere Fläche der Regenbogenhaut übergehen und mit deren Gewebe verwachsen, zum Teil sich in den Ciliarmuskel einsenken, zum Teil endlich die innere Wand des Schlemmschen Kanals herstellen. Der von den Strängen des *ligamentum pectinatum* durchsetzte Spalt zwischen Cornea und Irisrand führt den Namen des Fontanaschen Raums.[3] An ihrer freien der vorderen Augenkammer zugewandten Fläche ist die *membrana Descemeti* von einem einschichtigen aus regelmäfsigen polygonalen Zellen gebildeten Pflasterepithel überzogen.

Den zweiten Teil des dioptrischen Systems bildet das Kammerwasser, der *humor aqueus*, eine dünne, vollkommen durchsichtige, keine Formbestandteile enthaltende Flüssigkeit. Sie besitzt im allgemeinen die chemischen und physikalischen Charaktere jener Klasse von tierischen Flüssigkeiten, welche man unter dem Namen seröser Transsudate[4] zusammenfafst, von denen indessen gerade der *humor aqueus* am wenigsten gründlich untersucht ist. Wir finden denselben daher in seinem chemischen Verhalten der Intercellularflüssigkeit des Blutes nahe verwandt, eine verdünnte Lösung derselben mit etwas veränderter Proportion der einzelnen Bestandteile; in letzterer Beziehung erwähnen wir

[1] O. Funke, dieses Lehrbuch. 4. Aufl. 1864. Bd. II. p. 198.

[2] Tamamschef, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1869. p. 353. — Schweigger-Seidel, *Arb. a. d. physiol. Anst. z. Leipzig.* 1869. p. 121. — Vgl. auch Ciaccio, *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* von Hofmann u. Schwalbe. 1875. p. 302.

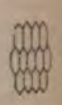
[3] Vgl. Rollett u. Iwanoff, *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. p. 17. — G. Schwalbe, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 261 (272. 277. Anm.). — Waldeyer, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von Graefe u. Saemisch. Bd. I. 1874. Kap. II.

[4] Über d. Transsudate im allgem. vgl. Lehmann, *Lehrb. d. physiol. Chemie.* 2. Aufl. 1853. Bd. III. p. 266. — Gorup-Besanez, *Lehrb. d. physiol. Chemie.* 3. Aufl. Braunschweig 1874. p. 415

besonders, daſs der Faserstoff dem *humor aqueus* entweder gänzlich fehlt, oder wenigstens nicht in nachweisbaren Mengen aus dem Blute in ihn übertritt, daſs er ferner zu den eiweiſsärmsten Transsudaten gehört, jedoch stets nachweisbare Mengen an Alkali gebundenes Albumin enthält. Nach einer Analyse von LOHMEYER[1] enthielten 100 Tle. *humor aqueus* vom Kalbe 98,687 % Wasser und 1,313 % feste Bestandteile, darunter 0,5433 % organische, 0,7697 % unorganische, unter ersteren nur 0,1223 Natronalbuminat und 0,421 unbestimmte Extraktivstoffe. Von den unorganischen Stoffen machte Kochsalz (0,689 %) die Hauptmenge aus. Besondere Erwähnung verdient noch, daſs im *humor aqueus* fast ausnahmslos (bei Katzen, Hunden, Kaninchen) Traubenzucker nachgewiesen werden kann.[2] Sehr interessant und leicht zu bestätigen ist der von G. SCHWALBE[3] geführte Nachweis, daſs die vordere Augenkammer mit dem SCHLEMMschen Kanal und durch diesen mit den vorderen Skleralvenen direkt kommuniziert. Preſst man unter nicht zu hohem Druck (20 bis 40 mm Hg) gefärbte Lösungen, am besten von Berlinerblau, oder auch defibriniertes Blut (HEISRATH) in dieselbe hinein, so sieht man nach einiger Zeit die Injektionsmasse in die genannten Venen übertreten. Der umgekehrte Versuch, die vordere Augenkammer von seiten der Blutgefäſse aus zu füllen, ist bisher nicht geglückt.

Wir kommen zu dem wichtigsten brechenden Apparat, der Kristalllinse, einem durchsichtigen aus übereinander geschichteten Fasern oder Röhren in eigentümlicher Weise aufgebauten, in einer besonderen Kapsel eingeschlossenen Organ. Die Gewebselemente der Linsensubstanz, die Linsenfasern, sind lange zarte Röhrchen, deren Querschnitt ein regelmäſsiges langgestrecktes Sechseck bildet, erfüllt von einem zähflüssigen, stark lichtbrechenden Inhalt. Die jüngeren, die Rinde der Linse zusammensetzenden Röhren schlieſsen da, wo sie über den Linsenrand hinwegbiegen, einen elliptischen Kern ein. In den mehr zentralwärts befindlichen Linsenröhren, welche den festeren Linsenkern bilden, scheint dagegen der in früheren Entwickelungsstadien ebenfalls vorhandene Kern spurlos untergegangen zu sein. Sämtliche Linsenfasern, mögen sie nun den Rand- oder den Zentrumpartien der Linse angehören, verlaufen der Oberfläche derselben parallel und in der Richtung des Radius derselben, wobei sie allerorts so innig aneinandergefügt sind, daſs stets ohne Zwischenraum und ohne sichtbare Bindesubstanz Kante an Kante, Fläche an Fläche stöſst. Am besten überzeugt man sich von der Art ihrer Verbindung auf Schnitten, welche senkrecht auf die Richtung der Fasern an in Chromsäure erhärteten Linsen geführt sind; der Querschnitt erscheint dann als eine honigwabenartige regelmäſsige Mosaik von Sechsecken, wie sie Fig. 115 zeigt. Zur innigeren Verbindung sind die Ränder der Röhren meist uneben, selbst sägeartig gezahnt. Man spricht gewöhnlich von einem lamellösen Bau der Linse, weil man an derselben schon durch Blasen gegen die Oberfläche konzentrisch ineinander geschachtelte, der Oberfläche parallel laufende Lamellen wie die Blätter einer Zwiebel abschälen kann. Allein diese Lamellen sind Kunstprodukte, als solche nicht präformiert; ihre Entstehung begreift sich leicht aus dem beschriebenen Verlauf der Linsenröhren. Dagegen ist eine andre Spaltungsweise der Linse durch die in gewisser Ordnung gelagerten Enden der Röhren gegeben. Keine Faser bildet einen geschlossenen Kreis, indem sie die ganze Linsenperipherie umgriffe, sondern jede derselben umfaſst nur etwas weniger als die Hälfte, und zwar bilden die regelmäſsig nebeneinander gelagerten, etwas angeschwollenen Enden der Fasern auf der vorderen wie auf der hinteren Oberfläche der Linse eine sternförmige Figur mit einer verschiedenen Anzahl von Strahlen. Beifolgende schematische

Fig. 115.



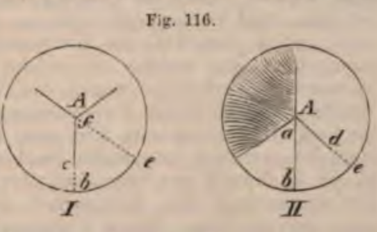
[1] LOHMEYER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1854. N. F. Bd. V. p. 63.

[2] J. CHABBAS, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XVI. p. 143. — JESNER, ebenda. 188[illegible] Bd. XXIII. p. 14.

[3] G. SCHWALBE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 261; *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane.* 1883. Bd. I. p. 178. — Vgl. d. Bestätigung durch HEISRATH, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 187[illegible] Bd. XV. p. 209, u. *Arch. f. Ophthalm.* 1880. Bd. XXVI. Abth. 1. p. 202

116 erläutert dieses Verhältnis. Fig. I stellt die vordere, Fig. II die ere Oberfläche einer Linse dar. Auf jeder gehen vom Mittelpunkt *A* drei Strahlen unter einem Winkel von 120° aus, so jedoch, dafs die hlen der vorderen Fläche nicht diejenigen der hinteren decken, sondern Strahl der einen allemal in die Mitte zwischen zwei der andern fällt, den letzteren gebildeten Winkel halbiert. Der Verlauf der Linsenfasern und Verhältnis zu den Sternen ist durch punktierten Linien angedeutet. Die II im Mittelpunkt anfangende Faser *a* t radial nach der Peripherie, biegt *b* auf die hintere Fläche um und endigt bei *c* (Fig. I) an dem äufseren Ende s Strahles. Umgekehrt endigt die *d* am Ende des Strahles der einen che beginnende Faser im Zentrum *f* andren Fläche, die in der Mitte s Strahles der einen Fläche beginnende

Fig. 116.



h in der Mitte eines Strahles der andren Fläche. Das obere Feld von II deutet an, dafs die Röhren nicht ganz streng radial, sondern etwas lich nach den Strahlen hin abweichend verlaufen. Zwischen den einander enüberstehenden Faserenden, also in den Strahlen des Sternes, haben viele tologen geringe Mengen einer feinkörnigen Ausfüllungsmasse gefunden, eine gabe, deren Richtigkeit von ROBINSKI[1] freilich sehr entschieden bestritten wird.

Der wesentliche chemische Bestandteil der Linse ist ein eigentümlicher eifskörper, das sogenannte Globulin oder Kristallin. Seine Reaktionen, sentlich die Fällbarkeit seiner wässerigen Lösungen durch freie CO_2, stellen der fibrinoplastischen Substanz des Blutserums (s. o. Bd. I. p. 43) und demigen Eiweifskörper sehr nahe, welcher in den roten Blutzellen mit dem matin gepaart vorkommt und mit letzterem zusammen das sogenannte Hämatobulin (Hämoglobin), also den wesentlichsten Bestandteil der fertigen Blutperchen, bildet. Nach BERZELIUS wäre das Globulin sogar für identisch mit der eifssubstanz der Blutzellen zu halten. In der Linse findet es sich in kontrierter Lösung im Inneren der Linsenröhren vor, ob frei oder an Natron unden, ist noch nicht entschieden. LEHMANN[2] hat sich für die erstere Evenlität ausgesprochen. Neben dem Globulin enthält die Linse nicht unbeträchte Quantitäten von Serumalbumin und kleine Mengen von Lecithin, Cholearin, Fetten und Salzen.[3] Aus welcher chemischen Substanz die membranöse nd der Linsenröhre besteht, ist nicht ermittelt.

Die Linsenkapsel ist eine völlig strukturlose, nach einigen[4] jedoch gestreifte, durchsichtige, elastische Membran, die zu den sogenannten Glasten gehört, und auf der Innenseite ihrer vorderen Hälfte ein einschichtiges aus elmäfsig polygonalen Zellen bestehendes Pflasterepithel trägt. Sticht man die senkapsel an oder untersucht man schon längere Zeit abgestorbene Linsen, so let man, dafs der entweder durch die Rifsstelle direkt oder durch Diffusion einrungene *humor aqueus* einen Teil des Kapselepithels abgelöst hat. Die vordere senoberfläche zeigt sich dann also von einer zellenreichen Flüssigkeit umspült, lche frühere Beobachter für präformiert ansahen und als *humor* oder *liquor rgagni* bezeichneten. Spätere Untersuchungen haben diesen Irrtum aufgeklärt l der Annahme eines besonderen *liquor Morgagni* allen Boden entzogen.

Der letzte Teil des dioptrischen Apparates ist der Glaskörper, *corpus eum*, welcher den ganzen inneren Hohlraum des Augapfels zwischen hinterer senwand und Retina ausfüllt. Umschlossen wird derselbe von einer durch-

[1] ROBINSKI, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 385, u. 1872 p. 178; *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* p. 36.
[2] LEHMANN, *Lehrb. d. physiol. Chemie.* 2. Aufl. 1853. Bd. I. p. 362.
[3] LAPTSCHINSKY, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 631.
[4] J. ARNOLD, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. 1874. g. Bd. I. Kap. III. p. 288.

sichtigen Haut, der *membrana hyaloidea*, welche vorn in feine Fasern zerfährt, mit denen sie sich an den Linsenrand anheftet und so einen stacheligen Ring, das Strahlenblättchen der Zonula Zinii, herstellt. Zwischen dem letzteren und dem Glaskörper bleibt ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum übrig, welcher durch feine zwischen den Zonulafasern befindliche Spalten mit dem kapillaren Raume zwischen Iris und Linse (hintere Kammer) kommuniziert, der sogenannte PETITsche Kanal.[1] Über die histologische Natur des *corpus vitreum* ist viel diskutiert worden, und noch heute gibt es Streitfragen in dieser Beziehung. Soviel steht jedoch fest, dafs die Hauptmasse des Glaskörpers eine formlose Intercellularsubstanz ist, welche als solche dem Bindegewebe sich anschliefst, ihres chemischen Verhaltens wegen von VIRCHOW mit dem Schleim zusammengestellt wurde. Nach früheren Untersuchungen sollte diese Substanz in ein membranöses Gerüste eingebettet sein, und zwar nach PAPPENHEIM und BRUECKE in ein System konzentrisch ineinander geschachtelter Lamellen, nach HANNOVER dagegen in ein Fachwerk von Scheidewänden, die wie bei einer Apfelsine radial von der Peripherie nach der Längsachse des Auges verlaufen sollten, ohne dieselbe ganz zu erreichen. Durch Untersuchungen von BOWMAN, VIRCHOW, KOELLIKER und DONCAN ist indessen erwiesen, dafs jene häutigen Scheidewände nur Kunstprodukte sind, welche bei der Erhärtung des Glaskörpers in essigsaurem Blei (BRUECKE) oder Chromsäure (HANNOVER) sich bilden. Es findet sich keine Spur einer membranösen Bildung im frischen Glaskörper, mit Ausnahme vielleicht der äufsersten peripheren Zonen desselben. Die einzigen sicher vorhandenen morphologischen Elemente sind spärliche in den äufsersten peripheren Zonen desselben enthaltene Fibrillenbündel und zerstreute wiederum hauptsächlich an der Peripherie angehäufte runde oder spindelförmige, kernhaltige Zellen, welche nach IWANOFF amöboide Beweglichkeit besitzen und von SCHWALBE wohl mit Recht als ausgewanderte Lymphzellen (Wanderzellen) angesprochen werden.[2] Nur im embryonalen Glaskörper trifft man ein wirkliches Gerüst als Träger der Gefäfse an, und zwar eine Art faserigen Balkenwerks, in dessen Kreuzungspunkte Kerne eingelagert sind. GUENSBURG[3] will bei einem dreimonatlichen Embryo des Menschen HANNOVERS radiales Fachwerk gefunden haben, doch ist die membranöse Natur und die Präformation der von ihm beobachteten Gebilde zweifelhaft. Dem ausgebildeten Glaskörper, in welchem die embryonalen Gefäfse zu Grunde gegangen sind, werden wir daher seine histologische Stellung in der Gruppe der Bindesubstanzen anzuweisen haben, Geweben, welche sich aus Intercellularsubstanz und eingebetteten Zellen aufbauen und bei vollendeter Entwickelung gar nicht selten einen Untergang der in ihnen ursprünglich enthaltenen Bildungszellen erkennen lassen. Nach einer Analyse von BERZELIUS[4] besteht die Masse des Glaskörpers vom Ochsen aus 98 % Wasser und 2 % fester Substanz, worunter 0,06 % Eiweifs. Eine genauere Untersuchung von LOHMEYER hat in 100 Teilen Glaskörper ergeben:

Wasser	98,640 %
Häute (?)	0,021 „
Natronalbuminat	0,136 „
Fett	0,002 „
Extraktivstoffe	0,321 „
Salze (überwiegend Chlornatrium, geringe Mengen Phosphate)	0,880 „

[1] G. SCHWALBE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1870. Bd. VI. p. 261 (317), u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Bd. I. p. 457; *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorg.* 1883. Bd. I. p. 144.

[2] PAPPENHEIM, *Die specielle Gewebel. d. Auges.* Breslau 1842. p. 183. — BRUECKE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1843. p. 345, 1845. p. 130. — HANNOVER, ebenda. 1845. p. 471. — BOWMAN, *Lectures on the parts concerning in the operat. on the eye.* London 1849. — VIRCHOW, *Arch. f. path. Anat.* 1852. Bd. IV. p. 468, 1853. Bd. V. p. 490. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebel.* 5. Aufl. 186 p. 694. — DONCAN, *Nederl. Lancet.* III. Ser. 1854. p. 625. — IWANOFF, *Arch. f. Ophthalm.* 186 Bd. XI. Abth. 1. p. 155, u. STRICKERS *Handb. d. Lehre v. d. Geweben.* Leipzig 1871. p. 1071. — SCHWALBE, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 187 Bd. I. p. 460; *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorg.* 1883. Bd. I. p. 139.

[3] GUENSBURG, *Unters. üb. d. erste Entwickl. verschied. Gewebe.* Breslau 1854. p. 75.

[4] BERZELIUS, *Lehrb. d. Chemie*, übers. von WOEHLER. 1840. 3. Aufl. Bd. IX. p. 525.

heint nur der menschliche Glaskörper zu enthalten. Schliefslich noch
istologische Erläuterungen über zwei muskuläre Apparate, deren wich-
iologische Dienste später genauer zu erörtern sein werden. Vor der
eine undurchsichtige Kreisscheibe, die Iris[2] oder Regenbogenhaut,
zentralen runden Öffnung, der Pupille, für den Durchgang der Licht-
ausgespannt. Das Grundgewebe dieser Membran ist ein feinfaseriges
be, dessen Bündel sich mannigfach kreuzend, teils radial, teils kreis-
laufen und zahlreiche, gewöhnlich pigmentierte verästelte Zellen enthalten.
re Rand (Ciliarrand) der Iris ist der Innenwand des SCHLEMMschen
gewachsen und noch besonders durch ein Netzwerk feiner elastischer
gamentum iridis pectinatum), welche von vorn her als Ausläufer der
Descemeti (s. o. p. 329) an ihn herantreten, in seiner Lage gesichert.
logischer Beziehung von hoher Wichtigkeit sind die glatten Muskeln
bogenhaut, welche in Gestalt eines ringförmigen Bandes den Pupillar-
gürten und bei ihrer Kontraktion die Pupille verengen, also einen
uskel derselben darstellen und daher auch insgesamt als *sphincter*
bezeichnet werden. Die muskulären Faserzellen sind leicht (mit 38 %
TTscher Kalilösung) zu isolieren und gleichen in allen wesentlichen
den glatten Muskelzellen andrer Körperpartien (s. o. Bd. II. p. 12).
Vögeln und beschuppten Reptilien wird der muskuläre Apparat der
echten quergestreiften Muskelbündeln gebildet, wie schon TREVIRANUS
sen. Beim Kaninchen biegen an verschiedenen Punkten des äufseren
randes schmale Züge glatter Muskelzellen in die Ciliarportion des
s ab und durchsetzen dieselbe auf kurze Strecken in radiärer Richtung.
he Verhältnis, aber in auffallend mächtiger Entwickelung zeigt ferner
sehr bemerkenswerten Befunde KOGANEÏS[3] die Iris der Fischotter.
sellen sich auch dem Ringfasersystem des quergestreiften Sphinkters
und Reptilien sehr gewöhnlich quergestreifte Radiärfasern zu, wobei
entweder den ringförmigen Verlauf der Sphinkterbündel selbst recht-
kreuzen, also noch im Bereiche des Sphinkters selbst angetroffen
vie z. B. beim Huhne und bei der Taube, welche Vogelarten einen sehr
hinkterring besitzen, oder entsprechend dem Verhalten beim Kaninchen
ler Fischotter auch nur vom äufsersn Sphinkterrande entspringen, wie
der Eule, deren Sphinkter ähnlich demjenigen der Säugetiere einen
mäfsig schmalen Ring darstellt. Bei Hunden, Katzen, vielen andern
n, sowie namentlich auch beim Menschen, ist dagegen von solchen
ern kaum eine Andeutung vorhanden und welche funktionelle Bedeutung
für den Bewegungsmechanismus derjenigen Regenbogenhäute zu-
welchen ihr Nachweis bisher geglückt ist, Gegenstand des Zweifels.
aben die in Rede stehenden Radiärfasern ohne weiteres als *dilatator*
nd als Antagonisten des *Sphincter pupillae* gedeutet, GRUENHAGEN hält
en für geeignet, die Wirkung des kontrahierten Sphinkters durch
hzeitige Verkürzung zu steigern und erblickt in ihnen demgemäfs
mehr weniger kräftig entwickelte, durch die Verlaufsrichtung aus-
te Teilstücke eben dieses Muskels, dessen „Insertionsbündel" in der
enhaut sie bilden. Die Existenz eines besonderen Erweiterungsmuskels
e, eines *dilatator pupillae*, wird von GRUENHAGEN überhaupt in Abrede
während MERKEL, IWANOFF u. a. einen solchen Muskel nach dem
HENLES innerhalb einer dünnen Gewebsschicht aufgefunden haben
elche die hintere Irisfläche in ganzer Ausdehnung gleichmäfsig über-
RUENHAGEN hat demgegenüber indessen seine Anschauungen wiederholt
rhalten und die muskuläre Natur der spindelförmigen, sehr gewöhnlich

HWALBE, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig
p. 462.
EVIRANUS, *Verm. Schriften.* Göttingen 1820. Bd. III. p. 566. — ED. WEBER, R.
Handwrtrb. Art.: *Muskelbewegung.* Bd. III. Abth. 2. p. 3.
GANEI, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1885. Bd. XXV. p. 1.
ELLIKER, *Handb. d. Gewebel. etc.* — V. EVERSBUSCH, *Ztschr. f. vergl. Augenheilk.*

pigmenthaltigen Zellen in der fraglichen Irisschicht (hintere Begrenzungsschich mit gutem Grunde in Abrede gestellt. Die strittigen Elemente sind vielme Epithel und entsprechen entwickelungsgeschichtlich dem äufseren Blatte d sekundären Augenblase[1], deren hinteres Kugelsegment die Retina und d Retinapigment liefert. Ganz unrichtig ist es, wenn MERKEL und IWANOFF b haupten, dafs sie den Sphinkterzellen genau gleichen und unmittelbar au ihrem radiären Verlauf in den zirkulären der letzteren übergehen, was tha sächlich nur für die abweichend gestalteten und gelagerten, unbeständige aber wirklich muskulären Radiärzüge der vorhin beschriebenen Art zuzugebe ist. Nach dem Gesagten wäre der anatomische Nachweis eines *dilatator pupilla* also noch erst zu führen, nicht jedoch bereits geliefert, wie mehrfach irrtümlicher weise behauptet worden ist.[2] Die Anordnung der Gefäfse, von denen einige wenige von zirkulärem Verlauf den *circulus arteriosus major* bilden, die Mehrzahl, Arterien sowohl wie Venen, das Irisgewebe in radiärer Richtung durchsetzt und im Schliefsmuskel der Pupille ein dichtes Gefäfs-netz (*circulus arteriosus minor*) herstellt, setzen wir als bekannt voraus.[3] Die Nerven, welche aus drei verschiedenen Quellen (Sympathicus, Oculomotorius und Trigeminus) stammen, bilden einen dreifachen dichten Plexus in der Iris, von denen der eine die Faserzellen des Sphinkters, der zweite die Blutgefäfse der Iris, Arterien und Kapillaren, umspinnt, der dritte sich auf der vorderen Irisfläche ausbreitet.[4] Vorder- und Hinterfläche der Iris tragen einen epithelialen Überzug; derjenige der Vorderseite besteht aus sehr dünnen, platten, keineswegs sehr regelmäfsig begrenzten Elementen, wie sie als sogenannte Endothelzellen auch auf der Oberfläche seröser Häute und Höhlen vorkommen, und wird daher gewöhnlich als vorderes Endothelhäutchen der Regenbogenhaut beschrieben; der Überzug der Rückseite besteht aus polygonalen Zellen, welche von zahlreichen r u n d l i c h e n (nicht länglichen wie in dem Pigmentepithel der Retina) Pigmentkörnchen erfüllt und deren rundliche Kerne wegen der ausnehmend starken Pigmentierung des Protoplasmas nur selten als durchschimmernde lichte Flecke im Zentrum sichtbar sind. Dieses Pigmentepithel ist aus dem inneren oder hinteren Blatt der sekundären Augenblase abzuleiten[5], im Gegensatz zu den vorhin beschriebenen dicht unter ihm gelegenen Spindelzellen des äufseren oder vorderen Augenblasenblattes. Auf der Rückseite der Iris findet sich demnach e i n e d o p p e l t e L a g e embryologisch differenter Epithelien.

Ein zweiter muskulärer Hilfsapparat im Auge ist das sogenannte *ligamentum ciliare*, welches, als Muskel von BRUECKE erkannt, den Namen *musculus ciliaris* oder *tensor chorioideae* erhielt. Früher wurden die faserähnlichen Elemente, die dasselbe zusammensetzen, sehr verschieden gedeutet, von manchen für Nerven, später für Sehnen oder Bindegewebe gehalten; jetzt ist ausgemacht, dafs es von einem aufserordentlich dichten Kapillarnetz umstrickte, von Nerven vielfach durchzogene kontraktile Faserzellen sind, welche sich von denen andrer Orte nur durch ihre geringere Länge, aber gröfsere Breite auszeichnen. Was Lage und Verlauf dieser Muskelfasern betrifft, so glaubte man

---

[1] SCHWALBE, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorg.* 1883. Bd. I. p. 207. — KOGANEI, a. a. O.

[2] KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre*, sowohl in seinen früheren Aufl. als auch in der letzten 5. 1867. p. 662. — GRUENHAGEN, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 37; *Arch. f. path. Anat.* 1864. Bd. XXX. p. 481; *Ztschr. f. rat. Med.* 1866. III. R. Bd. XXVIII. p. 176, u. ebenda. 1869. Bd. XXXVI. p. 40; *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1873. Bd. IX. p. 286 u. p. 726. — HENLE, *Handb. d. system. Anat.* Bd. II. 2. Aufl. p. 655 u. fg. — MERKEL, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1867. Bd. XXXI. p. 136, u. 1868. Bd. XXXIV. p. 83; *Die Muskulatur d. menschl. Iris.* Rostock 1873. — IWANOFF, STRICKERS *Handb. d. Gewebel.* 1870. p. 1045, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 1874. Bd. I. p. 283. — FREY, *Das Mikroskop.* 5. Aufl. Leipzig 1873. — LEUCKART, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 1874. Bd. I. Kap. VII. p. 238. — LEBER, ebenda. p. 362.

[3] Vgl. TH. LEBER, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 1874. Bd. I. Kap. VIII. p. 302.

[4] ARNSTEIN u. A. MEYER, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 113; *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1880. Bd. XVII. p. 324. — GRUENHAGEN, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1883. Bd. XXIII. p. 369.

[5] SCHWALBE, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorg.* 1883. Bd. I. p. 207.

anfänglich, daſs dieselben sämtlich in radialer (meridionaler) Richtung von vorn nach hinten in der Art verlaufen, daſs sie vorn an der hinteren Wand des Schlemmschen Kanals entspringend sich allmählich an die Auſsenseite der *processus ciliares* von deren vorderer Grenze bis zur Gegend der *ora serrata* hin ansetzen. H. Mueller[1] hat jedoch erwiesen, daſs ein beträchtlicher Teil der Muskelfasern ringförmig (äquatorial) dem Rande der Iris parallel verläuft. Diese Faserbündel liegen unter den vorherbeschriebenen longitudinalen mehr nach innen und zwar besonders in der vorderen Partie des Muskels nahe an den Insertionsstellen der Iris und gehen unmittelbar aus den radialen Faserringen des Muskels hervor.[2] Im Verlauf der in den Ciliarmuskel eintretenden Nerven sind nach H. Muellers[3] Beobachtung Ganglienzellen eingelagert; Mueller beschreibt erstens gröſsere kernhaltige mit mehreren (2—3) Fortsätzen versehene Zellen, ganz von dem Habitus der Nervenzellen, deren Zusammenhang mit Nervenfasern er jedoch nicht nachweisen konnte, zweitens spindelförmige Anschwellungen im Verlauf einzelner Primitivfasern, deren Auffassung als bipolare Ganglienzellen Mueller selbst aber nicht für ganz unzweifelhaft hält.

Die feinere Anatomie und Histologie der übrigen Teile des Augapfels und seiner äuſseren Nebenapparate übergehen wir hier, da ihre Betrachtung nicht speziell zum Verständnis der folgenden physiologischen Erörterungen erforderlich ist.

PHYSIOLOGISCHE OPTIK.

§ 110.

Allgemeine Skizze. Das Auge gleicht in der Einrichtung und Wirkung seines optischen Apparates vollkommen einer sogenannten *camera obscura*. Wie in dieser die vordere Objektivlinse von einem vor ihr befindlichen leuchtenden Gegenstand im Hintergrund der Kammer auf eine matte Glastafel oder die empfängliche Kollodiumplatte des Photographen ein verkleinertes verkehrtes Bild entwirft, so entwirft das an der Stelle einer einfachen Linse im Auge vorhandene komplizierte System brechender Medien ein verkleinertes verkehrtes Bild eines vor dem Auge befindlichen Objektes, von welchem aus Lichtwellen durch das Diaphragma der Iris dringen, auf die den Hintergrund des Auges austapezierenden Partien der Retina. Wir können dieses verkleinerte verkehrte Bild direkt auf verschiedenen Wegen wahrnehmen. Bricht man bei einem eben getöteten weiſsen Kaninchen, dessen Augenhäute des Pigmentmangels in der Chorioidea wegen gegen das Licht gehalten ziemlich durchsichtig sind, von hinten her die Augenhöhle auf, und richtet das Auge gegen das Fenster oder gegen eine Kerzenflamme, so sieht man auf der hinteren Wand des Bulbus das kleine Netz-

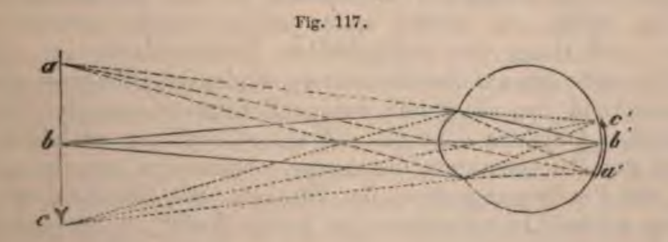
[1] H. Mueller, *Arch. f. Ophalm.* 1857. Bd. III. p. 1, u. *Ges. u. hinterl. Schriften z. Anat. u. Physiol. d. Auges*, herausgeg. von O. Becker. Leipzig 1872. Bd. I. p. 167.
[2] Henle, *Handb. d. system. Anat.* 2. Aufl. Braunschweig 1875. Bd. II. p. 661. — F. E. Schultze, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 477. — Iwanoff, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von Graefe u. Saemisch. Leipzig 1874. Bd. I. Kap. III. p. 270.
[3] H. Mueller, *Verhandl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1859. p. 107; *Ges. u. hinterl. Schriften.* Bd. I. p. 198.

hautbildchen des Fensterkreuzes oder der Kerzenflamme mit nach unten gerichteter Spitze deutlich durch die Sclerotica und Gefäſshaut durchschimmern. Im Auge des lebenden Menschen können wir das Netzhautbild mittels eines von HELMHOLTZ erfundenen Instrumentes, des Augenspiegels, genau beobachten; wir kommen auf dieses Instrument und das Prinzip, nach welchem dasselbe und seine zahlreichen Modifikationen konstruiert sind, später zurück. Noch eine andre Methode, das Netzhautbild im lebenden menschlichen Auge zu beobachten, hat VOLKMANN angegeben. Läſst man einen Menschen mit stark vorspringenden Augen, deren Sclerotica dünn und durchscheinend ist, daher bläulich-weiſs erscheint, die Augen möglichst stark nach auſsen wenden, und bringt wiederum nach auſsen unter einem Winkel von 80—85° eine Kerzenflamme an, so sieht man das verkehrte Flammenbild in der Gegend des inneren Augenwinkels durch die Sclerotica durchschimmern. Dieses kleine Bildchen nun ist es, welches wir sehen, nicht, wie man gewöhnlich sich ausdrückt, das äuſsere Objekt, welches die zum Bilde wieder vereinigten Lichtstrahlen ins Auge sendet; aus diesem kleinen flächenhaften Bilde konstruiert sich unser Vorstellungsvermögen die räumlichen Verhältnisse der Auſsendinge. Die Physik lehrt, auf welche Weise das Bild im Hintergrunde der *camera obscura* zustande kommt; ganz ebenso entsteht das Netzhautbild. Wir müssen uns das äuſsere Objekt in eine beliebige Anzahl leuchtender Punkte, die wie die Steinchen einer Mosaik in regelmäſsiger Anordnung nebeneinander stehen, zerlegt denken. Jeder dieser leuchtenden Punkte sendet eine kegelförmige Lichtwelle oder, was das gleiche sagen will, nach allen Seiten Lichtstrahlen aus; befindet sich das Auge dem Punkte gegenüber, so tritt in dasselbe ein kegelförmiger Ausschnitt der Strahlenkugel, ein Büschel vom leuchtenden Punkte aus divergierender Strahlen; bei dem Übergange dieser Strahlen in die durchsichtigen Medien des Auges wird ihre Richtung in der Weise verändert, daſs aus dem divergierenden Strahlenconus ein konvergierender wird, alle eingetretenen Strahlen sich wieder in einem Punkte auf der Netzhaut vereinigen, wie sie von einem Punkte ausgegangen sind. Dieser Vereinigungspunkt entspricht dem leuchtenden Punkte des Objektes, repräsentiert denselben im Netzhautbilde. Auf gleiche Weise bildet sich nun von jedem leuchtenden Punkte des Objektes ein Lichtpunkt auf der Netzhaut, und zwar liegen die letzteren genau in derselben relativen Ordnung zueinander, wie die entsprechenden Punkte des Objektes. Es entsteht also auf der Netzhaut eine Mosaik von Lichtpunkten, welche in ihrer Form und der relativen Lage der einzelnen punktförmigen Elemente, sowie in der Farbe und Helligkeit derselben, genau die Mosaik des leuchtenden Objektes wiederholt, ein Bild desselben darstellt. Nur zwei wesentliche Verschiedenheiten zeigt das Bild gegen das Objekt, wie leicht an jeder *camera obscura* zu beobachten

ist, sich aber auch aus der schematischen Fig. 117 ergibt. Erstens ist bei allen möglichen Entfernungen des Objektes vom Auge von einer gewissen Nähe an das Bild kleiner als das Objekt selbst, und zwar ist die Differenz der absoluten Gröfsen beider um so beträchtlicher, je gröfser der Abstand des Objektes vom Auge; zweitens ist das Bild, wie schon bemerkt, ein verkehrtes, die oberen Punkte des Objektes sind im Bilde die unteren, die rechten des ersteren im Bilde die linken und umgekehrt.

Den eben gemachten Andeutungen gemäfs entspricht also dem Pfeil *a b c* im Hintergrunde des Auges ein umgekehrtes kleineres Bild *a' b' c'*, wie es auch von einer einfachen Konvexlinse in der *camera obscura* nach Lichtbrechungsgesetzen entworfen wird, welche wir als aus der Physik bekannt voraussetzen dürfen. Auf welche Art im Auge das Bild entsteht, sowie den Gang der Lichtstrahlen durch das komplizierte dioptrische System des Auges werden wir im folgenden speziell erörtern. Wir bemerken im voraus, dafs der Weg eines Strahles (der nicht in der Sehachse *bb'* ins Auge tritt) von der vorderen Fläche der Hornhaut an bis zu seiner Ankunft auf der Netzhaut ein

Fig. 117.



sehr vielfach gebogener ist, indem derselbe nicht allein bei seinem Übergang aus der Luft in die Hornhaut, aus der Hornhaut in das Kammerwasser, aus diesem in die Linse, aus der Linse in den Glaskörper, der Dichtigkeitsdifferenz der aneinander grenzenden Medien entsprechend abgelenkt wird, sondern aufserdem in der Kristalllinse, welche aus einer erheblich grofsen Anzahl Schichten von verschiedenem Brechungsvermögen zusammengesetzt ist, entsprechend oft, wenn auch jedesmal in unendlich geringem Grade, seinen Weg ändert. Dieser mannigfachen Ablenkungen wegen, welche für einen gegebenen Strahl zu verfolgen mit beträchtlichen Schwierigkeiten verknüpft ist, hat man auf dem Wege der Rechnung ein einfaches Konstruktionsverfahren gefunden, mittels dessen man genau den definitiven Gang jedes Strahles im Glaskörper, nachdem er alle brechenden Übergänge passiert hat, erfährt.

Es wird ferner unsre Aufgabe sein zu erörtern, in welchem Grade zwei häufige Fehler dioptrischer Apparate, die sphärische und die chromatische Aberration, deren Erscheinung und Ursachen aus der Physik bekannt sind, auch unserm Auge anhaften.

Der Vergleich des Auges mit der *camera obscura* führt aber noch zu einem andren wichtigen Punkte. Bei jedem Linsensystem wechselt der Abstand des Vereinigungspunktes der Strahlen, also des Bildes eines leuchtenden Punktes, von der hinteren Linsenfläche mit der Entfernung des leuchtenden Punktes von der vorderen Linsenfläche, so zwar, daſs mit jeder Näherung des Objektes an die Linse das Bild weiter abrückt und umgekehrt. Haben wir einen beliebigen Gegenstand auf der matten Glastafel der *camera obscura* scharf eingestellt, so erscheint jeder andre, sei er in weiterem oder in näherem Abstande von dem Objektivglase angebracht, undeutlich, mit verwaschenen Umrissen; wollen wir auch den neuen Gegenstand deutlich sehen, so müssen wir im ersten Falle die Glastafel näher an das Objektiv heranschrauben, im zweiten sie weiter von letzterem entfernen. Mehrere Objekte können immer nur dann gleich deutlich im Linsenbilde erscheinen, wenn sie sich alle in gleicher Entfernung von der lichtbrechenden Fläche befinden. Wir brauchen hier nicht zu erörtern, in welchem Verhältnis die Gröſse der Verschiebung der Glastafel zur Differenz der Entfernungen zweier Objekte vom Objektiv, die wir nacheinander scharf einstellen, steht; wir werden unten sehen, welche verhältnismäſsig kleine Verschiebung der auffangenden Netzhautfläche im Auge erforderlich wäre, um auf dieselbe hintereinander das Bild eines unendlich entfernten und das eines nur wenige Zentimeter von der Hornhaut abstehenden Objektes deutlich und scharf auffallen zu lassen. Daſs aber bei dem Linsensystem des Auges, ebenso wie bei der einfachen Linse, der Vereinigungspunkt der Strahlen mit der Entfernung des Objektes seinen Ort verändert, ist leicht direkt zu beobachten und durch Versuche zu beweisen, obwohl in früherer Zeit von einigen Physiologen auf ungenaue Beobachtungen und falsche theoretische Voraussetzungen hin dem Auge das Vermögen zugesprochen wurde, aus allen möglichen Entfernungen kommende Strahlen gleich vollkommen auf der Retina zu vereinigen, ohne in sich eine Veränderung zu erfahren. Wir werden unten ganz unwiderlegliche Beweise dafür beibringen, daſs niemals gleichzeitig zwei in verschiedenen Entfernungen vom Auge gelegene Objekte gleich scharf auf der Retina sich abbilden, daſs aber das Auge die Fähigkeit hat, sich für jede beliebige Entfernung des leuchtenden Objektes einzurichten, zu akkommodieren. Hier nur soviel, daſs den direktesten Beweis der Augenspiegel liefert, welcher uns die Netzhautbilder selbst zeigt, stets, wenn das eines bestimmten Objektes scharf ist, die alle näheren oder ferneren verwaschen, stets dasjenige scharf, auf welches der Blick fixiert, das Auge willkürlich eingerichtet ist. *A priori* begreift sich leicht, daſs mehrere Wege zu Gebote stehen um jedesmal bei Betrachtung naher oder ferner Objekte das Bild genau in die Netzhautfläche zu bringen. Entweder kann man sich vorstellen, daſs, wie bei der *camera obscura*, eine Verschiebung der auf-

fangenden Netzhautfläche gegen die Kristalllinse stattfinde, nach vorn, wenn das Auge auf fernere, nach hinten, wenn es auf nähere Objekte eingestellt werden soll, dafs diese Verschiebung nach hinten, welche bei der Kontinuität des ganzen Augapfels natürlich nicht separat geschehen kann, vielleicht durch seitlichen Druck auf den Augapfel mittels der Augenmuskeln und dadurch bewirkte Verlängerung der Augenachse, die Verschiebung nach vorn durch Nachlassen dieses Druckes geschehen könnte. Oder man kann sich vorstellen, dafs bei unveränderter Form des Augapfels die Linse verschoben, der Hornhaut näher oder ferner gerückt wird, jenachdem das Auge für nähere oder fernere Objekte akkommodiert werden soll, oder endlich, dafs die Form der brechenden Flächen, die Krümmung der Hornhaut oder der Linse verändert wird, vermehrt bei Betrachtung naher, verringert bei Betrachtung ferner Objekte. Welches von diesen verschiedenen möglichen Mitteln in Wirklichkeit zur Akkommodation des Auges für verschiedene Entfernungen verwendet wird, sowie die physiologischen Kräfte, welche diese Einrichtung besorgen, werden wir ebenfalls einer speziellen Erörterung zu unterwerfen haben.

§ 111.

Optische Eigenschaften des dioptrischen Apparates. Für die Untersuchung des Ganges der Lichtstrahlen in unserm Auge ist eine möglichst genaue Kenntnis der Form, der Lage und des Brechungsvermögens der einzelnen zwischen Luft und Netzhaut in den Weg des Lichtes eingeschalteten Augenmedien unerläfslich.

Die durch die Luft fortgepflanzten Lichtwellen treffen bei ihrem Übergang in das Auge zuerst die konvex nach aufsen gewölbte **Hornhaut** und werden von derselben den Brechungsgesetzen gemäfs abgelenkt. Eine genaue Bestimmung der **Form** der Hornhautfläche ist mit grofsen Schwierigkeiten verknüpft und noch keineswegs abschliefsend erledigt[1], jedoch durch HELMHOLTZ mit Hilfe eines der Astronomie entlehnten Verfahrens und eines neuen von ihm konstruierten Instruments, des **Ophthalmometers**, ermöglicht.

Bevor man solche Messungen mit subtileren Hilfsmitteln auszuführen gelernt hatte, betrachtete man die Hornhaut allgemein als von konzentrischen Kugelflächen nach aufsen und innen begrenzt. KRAUSE[2] versuchte durch direkte Messungen unter dem Mikroskop die zur Formbestimmung nötigen Elemente zu gewinnen und kam durch dieselben zu der Ansicht, dafs die vordere Hornhautfläche allerdings sphärisch gekrümmt sei, die hintere dagegen den Scheitel eines Rotationsparaboloids darstelle. Bei aller Sorgfalt der Ausführung ist KRAUSES Methode für solche Bestimmungen zu roh. KOHLRAUSCH und SENFF[3] suchten genauere Data zur Berechnung der Hornhautkrümmung durch Messung der von ihr gelieferten Spiegelbilder eines leuchtenden Objektes

[1] Vgl. AUBERT, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXV. p. 597.

[2] C. KRAUSE, MECKELS *Arch.* 1832. Bd. VI. p. 86. — POGGENDORFFS *Annalen.* 1836. Bd. XXXIX. p. 529.

[3] KOHLRAUSCH, OKENS *Isis.* 1840. p. 886. — SENFF, vgl. VOLKMANN, in R. WAGNERS *Handwörtb.* Art. *Sehen.* Bd. III. Abth. 1. p. 270.

mit Hilfe eines Fernrohrs zu gewinnen. KOHLRAUSCH fand den Krümmun halbmesser der Hornhaut im mittel 3,495 Par. Linien. SENFF fand die vorde Hornhautfläche sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung nach ein Ellipse gekrümmt, beide Ellipsen aber nicht gleich, sondern die Achsen d horizontalen Ellipse etwas gröfser als die der vertikalen, und zweitens d Scheitel der Ellipsen nicht mit dem vorderen Endpunkte der idealen optisch Achse des Auges zusammentreffend. Es weicht nach SENFF der Scheitel d vertikalen Ellipse um 3°,6 nach unten, derjenige der horizontalen Ellipse u 2°,9 nach unten vom Endpunkt der Augenachse ab. Auch diese Metho enthält Fehlerquellen; besonders sind es die unvermeidlichen kleinen Ve rückungen des Kopfes und Auges der zur Untersuchung benutzten Perso welche die Messungsresultate ungenau machen; die Augen von Leichen dürfe aber zu solchen Messungen nicht benutzt werden, weil sich deren Form nac weisbar mit der nach dem Tode eintretenden Änderung der Druckverhältnis in ihnen ändert. Das gleiche Prinzip hat endlich auch HELMHOLTZ[1] in Gebrauc gezogen, aber durch Einführung des von ihm ersonnenen Ophthalmomete erst von dem Einflusse aller damit verknüpften und soeben erwähnten Fehle quellen befreit. Die Idee des Instruments fufst auf der bekannten Thatsach dafs ein Gegenstand durch eine planparallele Glasplatte betrachtet seitlic verschoben erscheint, sowie die Platte unter einem Winkel gegen die Gesicht linie geneigt wird. Die Verschiebung fällt um so beträchtlicher aus, einen j kleineren Winkel die Lichtstrahlen mit der Ebene der Glasplatte bilden. D Ophthalmometer ist ein Fernrohr, vor dessen Objektiv nebeneinander zw Glasplatten stehen, so dafs die eine Hälfte des Objektivs durch die eine, d andre durch die andre Platte das Licht empfängt. Stehen beide Platten in ein zur Achse des Fernrohrs senkrechten Ebene, so erscheint nur ein Bild d betrachteten Objektes, dreht man aber beide Platten und zwar nach entgege gesetzten Seiten, so teilt sich das einfache Bild in zwei Doppelbilder, der Entfernung um so gröfser wird, je gröfser der Drehungswinkel der Glasplatte Die Entfernung der Doppelbilder kann aus den (direkt ablesbaren) Winke welche die Platten mit der Achse des Fernrohrs machen, berechnet werde „Stellt man die beiden Doppelbilder einer zu messenden Linie so aufeinand ein, dafs sie sich gerade mit den Enden berühren, so ist die Länge der Li gleich der Entfernung ihrer beiden Doppelbilder voneinander und wie die zu berechnen.“ So beschreibt HELMHOLTZ[2] das Prinzip des Ophthalmometer die Details über seine Konstruktion und Anwendung sind im Original einzusehe

Die von HELMHOLTZ mit dem Ophthalmometer ausgeführte Bestimmungen ergaben, dafs die Hornhaut ein Ellipsoid ist, desse Elemente für den horizontalen Durchschnitt an den Augen drei weiblicher Individuen, wie folgt, gefunden wurden. Die Mafse sin in Millimetern ausgedrückt.

	I	II	III
Krümmungsradius im Scheitel	7,338	7,646	8,154
Quadrat der Exzentrizität	0,4367	0,2430	0,303
Halbe grofse Achse	13,027	10,100	11,711
Halbe kleine Achse	9,777	8,788	9,772
Winkel zwischen der grofsen Achse und der Gesichtslinie	4°,19′	6°,43′	7°,35′
Horizontaler Durchmesser des Umfangs	11,64	11,64	12,09
Abstand des Scheitels von der Basis	2,560	2,531	2,511

[1] HELMHOLTZ, *Arch. f. Ophthalm.* 1854. Bd. I. Abth. 2. p. 30, u. 1855. Bd. II. Abth. p. 3, u. *Handb. d. physiol. Optik.* 1867. Leipzig p. 8 u. fg.

[2] HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik.* Leipzig 1867. p. 8 u. fg.

Der Mittelpunkt der äufseren Hornhautfläche fiel in allen drei
gen fast genau mit dem Scheitel der Ellipse zusammen. Die
ichtslinie (der Richtungsstrahl, welcher die Stelle des deutlichsten
ens trifft) liegt auf der Nasenseite des vorderen Endes der grofsen
se des Ellipsoids. Später haben besonders KNAPP und DONDERS[1]
se Messungen mit dem Ophthalmometer wiederholt und erweitert,
ei die schon von SENFF gemachten Angaben, dafs die Krümmungen
Hornhaut im vertikalen und horizontalen Meridian nicht gleich sind,
tätigt gefunden. Die Hornhaut ist demnach kein Rotationskörper,
n nicht entstanden gedacht werden durch Drehung der Ellipse,
lche der Durchschnitt im horizontalen Meridian darstellt, um ihre
ge Achse. Es sind zwar alle meridionalen Durchschnitte der
rnea Ellipsen, aber von ungleichem Krümmungsradius und ver-
iedener Exzentrizität. Zahlreiche vergleichende Messungen des
t der Gesichtslinie zusammenfallenden Krümmungsradius für
horizontalen und den vertikalen Durchschnitt der Hornhaut des-
ben Auges haben nur in einem einzigen Fall von DONDERS gleiche,
st regelmäfsig verschiedene Werte ergeben. Während indessen
APP in der Regel den vertikalen Krümmungsradius gröfser (im
ttel 7,668 mm) als den horizontalen (im mittel 7,612 mm) fand,
bachtete DONDERS unter 15 Fällen zwölfmal einen gröfseren
dius im horizontalen Durchschnitt (im mittel 7,81 mm) als im
rtikalen (im mittel 7,69 mm). Es scheint jedoch, als ob das von
NDERS erhaltene Resultat in der That der Wirklichkeit entspricht,
nach SNELLENS[2] Untersuchungen an 472 verschiedenen Personen
i einer ganzen Hälfte derselben die stärkste Krümmung der Cornea
sschliefslich den vertikalen Meridian oder doch seine nächste Nach-
rschaft betraf. Nur in einer kleinen Zahl von Fällen erwies sich
r horizontale Meridian als der stärkst gekrümmte, die übrigen
lle verteilten sich ziemlich gleichmäfsig auf die andern zwischen
m horizontalen und vertikalen Meridian gelegenen Meridianseg-
nte. Der Scheitel der Ellipse fällt weder für den horizontalen
ch für den vertikalen Durchschnitt in den Durchschnittspunkt
r Gesichtslinie mit der Hornhaut; es decken daher auch die
heitel beider Ellipsen einander nicht. Den eigentlichen Hornhaut-
eitel, das vordere Ende der Hornhautachse, fand KNAPP im
ttel 0,7392 mm nach aufsen und 0,14954 mm nach unten vom
rchschnittspunkt der Gesichtslinie mit der Hornhautfläche; die
längerte Hornhautachse trifft daher die Netzhaut 1,437 mm nach
en und 0,2956 mm nach oben von der Mitte des gelben Flecks.
aus diesen Messungen sich ergebende regelmäfsige Asymmetrie
Hornhaut bedingt bestimmte Fehler in den Netzhautbildern,

---

[1] KNAPP, *Die Krümmung d. Hornhaut d. menschl. Auges.* Heidelberg 1860. — DONDERS, *atismus u. cylindr. Gläser.* Berlin 1862. p. 20; *Anomalien d. Refract. u. Accomm.* Wien 1866.

[2] SNELLEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. Abth. 2. p. 199.

welche unten genauer zu erörtern sind. Die hintere Hornhautfläche ist so genauen Messungen wie die vordere nicht zugänglich, sie ist aber nach HELMHOLTZ der vorderen fast gleichgekrümmt. Da die hintere Fläche an ein Medium von fast gleichem Brechungsvermögen, wie das der Hornhautsubstanz ist, grenzt, so ist der Mangel genauer direkter Bestimmungen durchaus unwesentlich.

Das Brechungsvermögen der dioptrischen Apparate des Auges ist von zahlreichen Beobachtern[1] nach verschiedenen Methoden bestimmt worden.

BREWSTER bestimmte den Brechungsindex, indem er die zu prüfende Flüssigkeit zwischen die konvexe Seite der Objektivlinse eines Mikroskops und eine ebene zur Achse des Mikroskops senkrechte Glasplatte einfügte und die hierdurch herbeigeführte Änderung des Linsenfokus maſs. KRAUSE schaltete die zu untersuchenden Substanzen auf ähnliche Weise zwischen die Linse eines Mikroskops und ein Planglas ein, berechnete aber den Brechungsindex (nach CAHOURS und BECQUEREL) aus den direkt gefundenen Gröſsen der Bilder des Mikroskops. HELMHOLTZ fügte die zu untersuchende Flüssigkeit zwischen die ebene Seite einer plankonkaven Linse und eine ebene Glasplatte ein, maſs die von diesem System gelieferten Bilder mit dem Ophthalmometer und berechnete daraus die Brennweite. Auſserdem wurde der Radius der konkaven Linsenfläche direkt mit dem Ophthalmometer bestimmt und dadurch eine vergleichende Messung der Bilder bei Einfügung von reinem Wasser zwischen die Gläser erspart. CYON füllte hohle Glasprismen mit den flüssigen Augenmedien und ermittelte sodann direkt die dadurch bedingte Gangänderung der Lichtstrahlen. HIRSCHBERG und MATTHIESSEN endlich haben ein von ABBE eingeführtes Verfahren in Gebrauch gezogen. ABBE[2] schaltet die auf ihr Brechungsvermögen zu prüfende Flüssigkeit in kapillarer Schicht zwischen zwei kongruente rechtwinkelige Glasprismen von gröſserem Brechungsvermögen ein, welche vor dem Objektiv eines Fernrohrs angebracht sind und mit ihren Hypotenusenflächen aufeinander liegen. Während ein feiner Spalt, welcher ein in der Brennebene der Objektivlinse befindliches Diaphragma durchschneidet, vor Einschaltung der Flüssigkeit überall gleichmäſsig erhellt erscheint, zeigt sich derselbe nach Einschaltung einer solchen auf gröſsere oder kleinere Strecken hin verdunkelt. Dies rührt davon her, daſs bei bestimmtem Einfallswinkel des Lichts eine totale Reflexion an der Grenze von Glas und Flüssigkeit eintritt, welche natürlich ausbleibt, wenn die Glasflächen beider Prismen unmittelbar aufeinander stoſsen, die Prismenkombination also nichts weiter als eine einzige planparallele Glasplatte darstellt. Die durch ein in der Ebene des Spalts angebrachtes Mikrometer genau meſsbare Ausdehnung der Verdunkelung ist, wie ABBE nachweist, dem Winkel, unter welchem eine totale Reflexion der Flüssigkeitsschicht stattfindet, direkt proportional und gestattet daher unmittelbar wegen der festen Relation, welche nach dem Brechungsgesetze zwischen Einfallswinkel und totalem Reflexionswinkel besteht, den Brechungsexponenten der Flüssigkeit selbst zu berechnen. Ein Hauptvorzug des ABBEschen Verfahrens ist die Kleinheit der zu seiner Ausführung erforderlichen Flüssigkeitsmengen; alle mittels desselben erlangten Resultate beziehen sich auf die monochromatischen Strahlen, welche von der Spektralregion der Linie *D* entsandt werden und durch ein drehbares zwischen Prismensatz und Fernrohrobjektiv eingefügtes Kompensationsprisma (à vision directe) in unveränderter Lage zum Diaphragmaspalt zu erhalten sind.

---

[1] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 76. — E. CYON, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1869. 2. Abth. Bd. LIX. p. 101; *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 785. — HIRSCHBERG, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 193 u. p. 819; *Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk.* 1874. Bd. IV. p. 45. — MATTHIESSEN, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXVI. p. 72 (77).

[2] ABBE, *Neue Apparate z. Bestimm. d. Drehungs- u. Zerstreuungsvermögens fester u. flüssiger Körper.* Jena 1874.

CHOSSAT[1] fand den **Brechungsindex der Hornhaut** (den r Luft = 1) = 1,33, KRAUSE im mittel aus 20 Bestimmungen 1,3531 (Max. 1,3569, Min. 1,3507). Der **Brechungsindex** r **wässerigen Feuchtigkeit** (*humor aqueus*) ist von CHOSSAT 338, von BREWSTER 1,3366, von KRAUSE im mittel 1,3349, n HELMHOLTZ 1,3365, von HIRSCHBERG 1,3374 gefunden worden. ährend er nach CHOSSAT etwas gröſser als der der Hornhaut ist, ben ihn KRAUSE und HELMHOLTZ etwas kleiner als den der Horn-ut gefunden; der Unterschied ist ein sehr geringer. Für die rechnung der Brechung des Lichtes im Auge kann man daher ohne hler **Hornhaut und wässerige Feuchtigkeit zusammen** s **ein einziges Medium von dem Brechungsindex der tzteren betrachten**, eine zur Vereinfachung der Berechnung schon n LISTING (s. unten) zu Grunde gelegte Reduktion.

Gerechtfertigt ist diese Anschauung auſserdem noch durch den geringen ckendurchmesser der Hornhaut. Derselbe ist zwar nicht unendlich klein, in lchem Falle die Cornea an sich überhaupt gar keine Wirkung auf den Gang r Lichtstrahlen ausüben könnte, möchte ihr Brechungsvermögen sein, welches wolle, aber doch immerhin unbeträchtlich genug, um ihr jeden nennens-rten dioptrischen Einfluſs zu rauben. HELMHOLTZ hat die Gröſse desselben gefähr unter der Annahme berechnet, daſs der Krümmungshalbmesser der rderen Hornhautfläche 8 mm, der hinteren 7 mm, der Abstand beider Flächen neinander 1 mm, der Brechungsexponent der Hornhaut 1,3507, der des mor aqueus 1,3420 betrage. Aus diesen Daten ergab sich, daſs die als Linse *humor aqueus* aufgehängte Cornea eine sehr groſse negative Brennweite n −8,7 m besitzen würde, eine Distanz, welche gegen die Dimension des ges ohne Fehler als unendlich betrachtet werden kann. In der That lieſs h auch mit dem Ophthalmometer keine Verkleinerung eines durch Wasser ehenen Objektes nachweisen, wenn in dem Wasser zwischen Objekt und hthalmometer eine Hornhaut aufgehängt wurde.[2]

Die wirklichen Brennweiten der Hornhaut, d. h. die Ent-nungen, in welchen erstens parallele, ihre brechende Fläche von rn aus der Luft treffende Strahlen hinter derselben in den *humor ueus*, zweitens parallele, von hinten aus dem *humor aqueus* die rnhautfläche treffende Strahlen vor ihr in der Luft sich vereinigen rden, sind von HELMHOLTZ, KNAPP und DONDERS bestimmt rden. Bei der beschriebenen Form der Hornhaut, den Ver-iedenheiten ihrer Krümmung in verschiedenen Meridianen kann n einem einfachen vorderen und hinteren Brennpunkt nicht die de sein. Die in dem stärker gekrümmten Meridian auftreffenden ahlen müssen früher hinter der brechenden Fläche zur Ver-igung kommen, als die im schwächer gekrümmten auftreffenden. stimmte Zahlenwerte lassen sich gewinnen, wenn man, wie statthaft, r den mittleren Teil der Cornea berücksichtigt und ferner an-

[1] CHOSSAT, *Bullet. des sciences, par la Soc. philomat. de Paris.* 1818. p. 294. — BREWSTER, *burgh Philos. Journ.* 1819. p. 47. — W. KRAUSE, *Die Brechungsindices d. durchsichtigen Medien d. chl. Auges.* Hannover 1855.

[2] Vgl. HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik.* Leipzig 1867. p. 60 u. 71.

nimmt, daſs die Meridianebene, deren Radien man ermittelt hat, in entsprechender Ausdehnung sphärische Krümmung besitzt. Bei Verwertung der von Knapp mitgeteilten Daten würde sich dann seiner eignen Rechnung zufolge die vordere Brennweite für den horizontalen Meridian im mittel auf 22,66 mm, für den vertikalen auf 22,76 mm, die hintere Brennweite für den horizontalen Meridian auf 30,28 mm, für den vertikalen auf 30,42 mm ergeben.

Nachdem die Lichtstrahlen Hornhaut und wässerige Feuchtigkeit durchsetzt haben, treffen sie auf den wichtigsten Teil des dioptrischen Apparates, die Kristalllinse. Was zunächst die Lage der Linse betrifft, so setzen wir die allgemeinen anatomischen Thatsachen über die Insertion und Verbindungen der Linse als bekannt voraus und berücksichtigen hier nur einige für spätere Erörterungen wichtige Punkte. Die Vorderfläche der Linse ist bekanntlich zu einem gröſseren oder geringeren Teil durch die Iris bedeckt, nur der hinter der Pupille liegende Teil den Lichtstrahlen zugänglich. In früherer Zeit nahm man fast allgemein an, daſs die ganze Hinterfläche der Iris von der Vorderfläche der Linse durch einen mit *humor aqueus* gefüllten Raum, die hintere Augenkammer, getrennt sei. Diese Ansicht muſste jedoch für immer aufgegeben werden, als Helmholtz zeigte, daſs die Iris bei seitlicher Beleuchtung des Auges mittels des konzentrierten Lichtes einer Sammellinse keinen Schlagschatten auf die Linse wirft, und daſs ferner jedes von der vorderen Linsenfläche entworfene Spiegelbildchen einer vor dem Auge angebrachten Flamme (s. u.) bei Bewegung der letzteren oder bei entsprechender Lageänderung des beobachtenden Auges bis dicht an den Pupillarrand der Iris rückt, ohne durch eine schwarze Linie von demselben getrennt zu bleiben. Hieraus folgte denn allerdings mit Bestimmtheit, daſs der Pupillarrand der Iris der Vorderfläche der Linse auf das genaueste anliegt. Die Existenz einer hinteren Kammer aber ganz in Abrede zu stellen, wie Stellwag von Carion, Cramer u. a. gethan haben, dazu freilich liegt nicht der geringste Grund vor. Im Gegenteil haben ganz unzweideutige Beobachtungen an menschlichen Augen, deren Iris therapeutischer Rücksichten halber teilweise ausgeschnitten worden (v. Graefe, Coccius), ferner an albinotischen Individuen, deren Iris frei von Pigment und demzufolge durchsichtig war (O. Becker), gelehrt, daſs die Spitzen der Ciliarfortsätze vom Linsenrand durch einen von der Zonula Zinnii überbrückten Raum getrennt sind und frei in einen allerdings von vorn nach hinten sehr schmalen mit Flüssigkeit erfüllten Spalt hineinragen, welcher vorn, hinten und auſsen der Reihe nach von den Skleralpartien der Iris, dem Linsenrande und der Zonula Zinnii, endlich den Spitzen der Ciliarfortsätze begrenzt wird und einwärts in den von dem Pupillarteil der Iris und der Linsenkonvexität gebildeten Winkel ausläuft, um durch den zwischen beiden befindlichen kapillaren Raum und die Pupille mit der

vorderen Kammer zu kommunizieren.[1] Überdies macht sich die flüssige Unterlage, welche einen Teil des Irisgewebes trägt, auch noch dadurch bemerklich, daſs bei raschen Bewegungen des Bulbus die Iris in leichte Vibrationen zu geraten pflegt (ARLT), was nicht möglich wäre, wenn sie sich in ganzer oder doch fast ganzer Ausdehnung der fest aufgehängten Linse anschmiegte. Weiterhin hat HELMHOLTZ noch darauf aufmerksam gemacht, daſs die Pupillarfläche hinter einer durch den äuſseren Rand der Hornhaut gelegten Ebene liegt, und mit Hilfe des Ophthalmometers auch den Abstand der Pupillarebene vom Scheitel der Hornhaut zu bestimmen gelehrt. Er fand denselben bei den drei oben schon erwähnten Augen = 4,024, 3,597 und 3,739 mm. Die Entfernung der Pupillarebene vom Hornhautscheitel ändert sich mit der Einstellung des Auges für das deutliche Sehen in verschiedenen Entfernungen (s. unten) in der Art, daſs beim Nahesehen die Pupillarebene nach vorn rückt, ihren Abstand von dem Hornhautscheitel im maximum um 0,55 —0,56 mm (KNAPP[2]) verringert. Der Mittelpunkt der Pupille liegt nicht genau in der Verlängerung der Hornhautachse, sondern um ein kleines Stückchen (nach HELMHOLTZ bei jenen drei Augen 0,032, 0,333 und 0,304 mm) seitwärts nach der Nasenseite und verschiebt sich beim Sehen in der Nähe noch mehr nach derselben Richtung (KNAPP, ADAMUECK und WOINOW).[3] Die Linse selbst ist, wie HELMHOLTZ und KNAPP fanden, in den seltensten Fällen vollkommen genau zentriert, doch sind die Abweichungen so gering, daſs sie bei dioptrischen Bestimmungen vernachlässigt werden können.

Betrachtet man die Iris von vorn her, so gewährt sie den Anblick einer in die vordere Augenkammer stark hereingewölbten Kuppel; diese Wölbung beruht indessen zum gröſsten Teil auf einer optischen, durch die starke Strahlenbrechung zwischen Hornhaut und Luft bedingten Täuschung. Bringt man Wasser vor die Hornhaut, so verliert die Irisfläche augenblicklich bedeutend an Konvexität, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man die von CZERMAK[4] unter dem Namen des Orthoskops beschriebene Glaswanne mit Wasser gefüllt an das Auge eines andren ansetzt und letzteres innerhalb seines Wassermantels betrachtet. Von der Thatsache, daſs sich die Pupillarfläche hinter einer durch den äuſseren Hornhautrand gelegten Ebene befindet, kann man sich nach HELMHOLTZ direkt am Lebenden durch Betrachtung des Auges von der Seite her überzeugen.

---

[1] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 15. — STELLWAG V. CARION, *Ztschr. d. Ges. d. Ärzte zu Wien.* 1850. Bd. VI. p. 125. — CRAMER, *Het Accommodatievermogen der Oogen.* Haarlem 1853. p. 67. — C. G. v. BECKER, *Disquis. microscop. nat. inaug. de appar. oculi accommod.* Traj. ad Rhen. 1855, u. *Onderzoek. ged. in het physiol. Labor. d. Utrechtsche Hoogesch.* Jaar VII. (1854—55) p. 248. — V. GRAEFE, *Arch. f. Ophthalm.* 1860. Bd. VII. Abth. 2. p. 155. — ARLT, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 87. — COCCIUS, *Der Mechanismus d. Accommodation d. menschl. Auges.* Leipzig 1868. — O. BECKER, *Wiener medizin. Jahrb.* 1863—64. p. 159 u. fg., u. in DONDERS, *Die Anomalien d. Refract. u. Accommod. d. Auges*, übers. von O. BECKER. Wien 1866. p. 25. Anm. — Die ältere Litteratur s. bei BUDGE, *Über d. Bewegung d. Iris.* Braunschweig 1855. p. 5.

[2] KNAPP, *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. VI. Abth. 2. p. 1.

[3] KNAPP, a. a. O. — ADAMUECK u. WOINOW, *Arch. f. Ophthalm.* 1871. Bd. XVII. Abth. 1. p. 158.

[4] CZERMAK, *Prager Vierteljahrschr.* 1851. Bd. XXXII. p. 154.

Die Linse hat eine bikonvexe Form mit ungleicher Wölbung beider Brechungsflächen; die hintere derselben ist weit stärker gekrümmt als die vordere. Eine genaue Bestimmung der Linsenkrümmung am Lebenden mit Hilfe des Ophthalmometers ist mit gröſseren Schwierigkeiten als bei der Hornhaut verknüpft, erstens wegen der geringeren Lichtstärke ihrer Spiegelbilder, zweitens weil die Messung der seitlichen Radien in hinreichendem Abstand vom Scheitel durch das Vorhängen der Iris verhindert ist. Die erste Schwierigkeit läſst sich indessen, wie zuerst Rosow[1] unter Anleitung von HELMHOLTZ gezeigt hat, umgehen, wenn man nur die Objekte, deren Spiegelbilder zu ophthalmometrischen Messungen dienen sollen, möglichst lichthell wählt, z. B. die Distanz zweier von den Linsenflächen wiedergespiegelter Lichtpunkte zu ermitteln sucht, von denen der eine direktes, der andre reflektiertes Sonnenlicht ausstrahlt. Auf die genannte Weise fand Rosow bei einem jungen Manne den Radius der Linsenvorderfläche = 9,8243 mm, den der Hinterfläche = 6,1249 mm. Die zweite Schwierigkeit wäre mindestens erheblich zu verringern, wenn man die Pupille zuvor durch Atropin *ad maximum* erweiterte und die Linsenfläche folglich in erheblichem Umfange entblöſste. Allerdings würden im letztgedachten Falle nur Werte erhalten werden, welche lediglich für einen einzigen Zustand der Linse Geltung besitzen könnten, für einen Zustand nämlich, in welchem dieselbe wegen der durch das Atropin bedingten Lähmung des *tensor chorioideae* jeder Einwirkung des letzteren entzogen ist. An ausgeschnittenen Linsen sind auf das lebende Auge anwendbare Werte nicht zu erhalten, weil die Linse nachweislich bei der Entfernung aus ihrem natürlichen Lager ihre Form verändert.

Nach KRAUSES Messungen an toten Augen sind beide Linsenflächen nicht sphärisch gekrümmt, sondern die vordere ein Stück eines abgeplatteten Rotationsellipsoides, welches man sich durch Umdrehung einer Ellipse um ihre kleine Achse entstanden denken kann, die hintere ein Rotationsparaboloid (mit 3,78—4,99‴ Parameter). KNAPP fand bei Wiederholung der bezüglichen Messungen an zwei toten menschlichen Augen mit dem Ophthalmometer allerdings in einem Fall die Krümmungsradien in der Mitte zwischen Linsenrand und Scheitel kleiner als den des Scheitels, im zweiten Fall aber gerade umgekehrt. Jedenfalls ist es vorläufig vollkommen gerechtfertigt, die kleinen zentralen Abschnitte der beiden Linsenflächen, welche beim Sehen allein in Betracht kommen, als sphärisch gekrümmt mit den in den Scheiteln am Lebenden ophthalmometrisch bestimmten Radien anzunehmen. Beide Radien, besonders aber derjenige des Scheitels der vorderen Linsenfläche, verändern ihre

---

[1] ROSOW, *Arch. f. Ophthalm.* 1865. Bd. XI. Abth. 2. p. 129. — Vgl. ferner WOINOW, *Ophthalmometrie.* Wien 1871. p. 90. — STRAWBRIDGE, *Stzber. d. ophthalmol. Ges.*; *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* Stuttgart 1869. p. 480. — MANDELSTAMM u. SCHOELLER, *Arch. f. Ophthalm.* 1872. Bd. XVIII. Abth. 1. p. 155, u. REICH. ebenda. 1874. Bd. XX. Abth. 1. p. 207.

sehr beträchtlich bei der Einstellung des Auges für ver-
ıe Entfernungen, werden kleiner bei der Einstellung des
für die Nähe, wie sich aus folgenden Bestimmungen von
an den Augen von vier Personen ergibt.

Krümmungsradius			
r vorderen Linsenfläche.		der hinteren Linsenfläche.	
ısehen	Nahesehen	Fernsehen	Nahesehen
72 mm	5,9213 mm	5,3546 mm	4,6585 mm
39 „	4,8865 „	5,4867 „	4,9536 „
00 „	4,8067 „	6,9012 „	5,6089 „
11 „	5,0296 „	6,4988 „	5,0855 „

ie Dicke der Linse wurde von KRAUSE und HELMHOLTZ an
ugen gemessen, von ersterem 1,8 bis 2,4‴, von letzerem 4,2
14 mm gefunden; HELMHOLTZ beweist aber, dafs die an
insen ermittelten Werte konstant um etwa 0,5 mm gröfser
n, als an lebenden, bei denen er durch Spiegelung den Ab-
er vorderen und hinteren Linsenfläche vom Scheitel der Horn-
stimmte und an den schon genannten drei Augen = 3,414,
und 3,555 mm fand. Wahrscheinlich wird im Leben die
urch die gespannte Zonula gedehnt und dadurch abgeflacht.
ie Dicke ändert sich bei der Einstellung für verschiedene
ungen, vergröfsert sich beim Nahesehen. KNAPP fand sie
ernsehen 3,6225 bis 3,9203 mm, beim Nahesehen 4,2579 bis
mm.

'as das Brechungsvermögen der Linse betrifft, so ge-
sich die Verhältnisse komplizierter als bei einer homogenen
ceit, wie der *humor aqueus* ist. Die Linse besteht aus einer
Anzahl konzentrisch ineinander geschachtelter Schichten,
wir jede Lage von Linsenröhren als eine solche Schicht be-
müssen; der Brechungskoeffizient dieser einzelnen Schichten
verschiedener, und zwar in der Art, dafs die mittleren das
ärker als die peripherischen brechen, am stärksten der Linsen-
Bei der grofsen Anzahl von Schichten haben wir uns daher
echungskoeffizient als stetig von der Peripherie nach der
zunehmend vorzustellen. Begreiflicherweise kann also von
bestimmten einheitlichen Brechungskoeffizienten der Linsen-
nz keine Rede sein. BREWSTER, CHOSSAT, KRAUSE und
OLTZ fanden den Brechungsindex der einzelnen Schichten
gt:

	BREWSTER	CHOSSAT	KRAUSE	HELMHOLTZ
ufsere Schicht	1,3767	1,358	1,4053	1,4189
ittlere Schicht	1,3786	1,395	1,4294	
insenkern	1,3997	1,420	1,454	

YOUNG fand für den Linsenkern sogar 1,485, SENFF 1,45
Nach L. HERMANN[2] bewirkt diese eigentümliche Schichtung d
Linse, dafs auch schief einfallende Lichtstrahlen gute Bilder a
der Retina entwerfen können, was bei dem Vorhandensein ein
homogenen Linse nach dioptrischen Gesetzen nicht wohl mögli
wäre, und dafs somit unser Auge dadurch besser zum indirekt
Sehen befähigt wird. Der Brechungsindex der Gesamtlins
entspricht nicht etwa dem arithmetischen Mittel sämtlicher Schichte
sondern fällt sogar noch gröfser aus als der des Linse
kerns. SENFF bestimmte den Brechungskoeffizienten einer ganze
Öchsenlinse zu 1,539, während der des Kerns nur 1,453 betru
HELMHOLTZ[3], welcher eine strenge theoretische Beweisführung fü
jenen allgemeinen Satz gab, bestimmte an zwei menschlichen Linse
das totale Brechungsvermögen der Linse zu 1,4519 und 1,4414, un
MATTHIESSEN[4] zeigte, dafs der Totalindex der Linse infolge ihre
zwiebelartigen Schichtung genau um so viel gröfser als der Kernind
ist, um wie viel dieser an Brechungsvermögen die äufserste Kortika
schicht (oder die Linsenkapsel) übertrifft.

Nach HELMHOLTZ mufs die Kristalllinse zerlegt gedacht werden in de
Kern, welcher eine fast sphärische bikonvexe Linse vorstellt, und den einzeln
Schichten entsprechende konkavkonvexe Linsen, welche nach dem Rande
dicker werden; die vor dem Kern liegenden konkavkonvexen Linsen kann ma
sich zu einer einzigen solchen Linse vereinigt denken, und ebenso die hint
dem Kern gelegenen. HELMHOLTZ bestimmt die Lage der Bilder, welche d
einzelnen Glieder dieses Systems und das ganze System, also die schematisc
Kristalllinse, von einem vor demselben gelegenen Objekt entwerfen, und b
weist, dafs Erhöhung des Brechungsvermögens der vor oder hinter dem Ker
gelegenen konkavkonvexen Linsen den die Brennweite der Gesamtlinse v
gröfsernden hinteren Brennpunkt derselben von ihrer hinteren Fläche entfern
mufs. Den speziellen Gang der mathematischen Beweisführung müssen wir i
Original zu studieren überlassen.

Die Brennweite der Linse (im *humor aqueus*) bestimmte HEL
HOLTZ an zwei menschlichen Augen zu 45,144 und 47,435 m
KNAPP an vier Augen zu 37,706—43,133 mm beim Fernsehen, u
29,222—30,939 mm beim Nahesehen. Die Substanz der Linse i
doppeltbrechend: betrachtet man sie zwischen zwei gekreuzten NICO
schen Prismen, so zeigt sie wie senkrecht zur optischen Achse g
schnittene einachsige Kristalle ein schwarzes Kreuz mit farbig
Ringen.

Das letzte Medium, welches der Lichtstrahl auf seinem We
zur Retina zu durchlaufen hat, ist der Glaskörper. Mit gröfst
Wahrscheinlichkeit können wir jetzt den Glaskörper als homogen
Medium in optischer Beziehung auffassen, den empirisch für ih
gefundenen Brechungskoeffizienten als den seiner Substanz, der Flüssi

[1] Neuere Messungen der den verschiedenen Linsenschichten zukommenden Brechung
koeffizienten s. bei MATHIESSEN, PFLUEGERs *Arch.* 1883. Bd. XXXII. p. 97.

[2] L. HERMANN, *Über schiefen Durchgang von Strahlenbündeln durch u. über eine darauf b
zügliche Eigenschaft der Krystalllinse.* Zürich 1874, u. POGGENDORFFs *Annalen.* 1874. Bd. CLIII. p. 47

[3] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 71.

[4] MATTHIESSEN, PFLUEGERs *Arch.* 1879. Bd. XIX. p. 480.

keit selbst, betrachten, während, wenn sich der früher behauptete geschichtete Bau desselben bestätigt hätte, dieser einen analogen Einfluſs auf die Brechung hätte ausüben müssen, wie die Schichtung der Linse. Der Brechungsindex des Glaskörpers ist dem des *humor aqueus* ziemlich gleich, nach CHOSSAT 1,329, nach BREWSTER 1,3394, nach KRAUSE 1,3485, nach HELMHOLTZ 1,3383, nach HIRSCHBERG 1,336. Die Differenz gegen die für den *humor aqueus* gefundenen Werte ist so gering, daſs für die Analyse des Ganges der Lichtstrahlen im gesamten dioptrischen System des Auges ohne Fehler die Linse als vorn und hinten von gleichartigen Medien umgeben angenommen werden darf.

Von der Fluoreszenz der Augenmedien wird später die Rede sein.

§ 112.

Gang der Lichtstrahlen im Auge, Dioptrik des Auges. Es ist die wichtigste Aufgabe der physiologischen Optik, die Entstehung eines Bildes im Auge mathematisch nachzuweisen, die von einem leuchtenden Objekt ausgehenden Strahlenbüschel durch das gesamte dioptrische System in allen ihren Ablenkungen zu verfolgen, auf mathematischem Wege die Vereinigungspunkte der von je einem Punkt ausgegangenen Strahlen zu bestimmen und auf diese Weise das ganze Bild in seiner notwendigen Gröſse, Lage und Entfernung zu konstruieren. So einfach die Lösung dieser Aufgabe ist, wenn wir es mit einer einfachen homogenen sphärischen Linse zu thun haben, so groſse Schwierigkeiten bietet dieselbe für den komplizierten dioptrischen Apparat des Auges, Schwierigkeiten, die sich leicht aus dem vorhergehenden Paragraphen ersehen lassen. Da es sich nun für die Physiologie hauptsächlich darum handelt, den Weg mit Bestimmtheit zu kennen, den jeder beliebige auf die vordere Hornhautfläche auffallende Strahl nach Erleidung aller Brechungen endlich im Glaskörper erhält, so hat man seit langer Zeit auf dem Wege der Rechnung ein Verfahren zu finden gesucht, mittels dessen man diesen definitiven Gang jedes Lichtstrahls ohne merklichen Fehler konstruieren kann. Diese Aufgabe ist in einer für die praktischen Zwecke vorläufig vollkommen genügenden Weise zuerst von LISTING[1] auf Grund der dioptrischen Arbeiten von GAUSS[2] gelöst worden; das LISTINGsche Verfahren setzt uns in den Stand, für ein von LISTING aus den verschiedenen Ergebnissen der direkten Messungen und Bestimmungen der Maſs- und Brechungsverhältnisse verschiedener Augen abgeleitetes „mittleres oder schematisches Auge" den definitiven Gang jedes gegebenen Strahls im Glas-

[1] LISTING, *Beitr. z. physiol. Optik.* Göttingen 1845. — R. WAGNERs *Handwörtb.* Bd. IV. p. 351. — Frühere von LISTING kritisierte Versuche ein schematisches Auge zu konstruieren, s. bei VOLKMANN, POGGENDORFFs *Annalen.* 1838. Bd. XLV. p. 200, u. MOSER, DOVEs *Repertor. d. Physik.* 1844. Bd. V. p. 349.

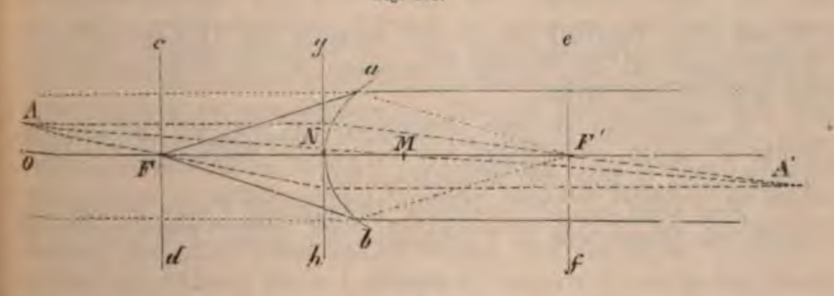
[2] GAUSS, *Dioptr. Unters.* A. d. Abhandl. d. Göttinger Ges. d. Wiss. Bd. I. besonders abgedruckt. Göttingen 1841.

körper, und den zu jedem gegebenen Objektpunkt gehörigen Vereinigungspunkt der Strahlen, also die Lage des Bildes, mit approximativer Richtigkeit zu konstruieren. Wir müssen den Weg, auf welchem LISTING zu diesem Verfahren gelangt ist, hier ganz kurz andeuten.

LISTING geht aus von der Brechung an einer sphärischen Fläche, welche zwei Mittel von verschiedener Dichte, aber bekanntem Brechungsverhältnis trennt. Will man für diesen einfachen Fall durch Konstruktion zu jedem beliebigen einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen, und für jeden Objektpunkt den Bildpunkt im andren Medium finden, so geschieht dies auf folgende Weise. Ist *ab* in Fig. 118 die sphärische Grenzfläche der beiden Medien, von denen, da uns dieser Fall hier allein interessiert, das dünnere auf der konvexen, das dichtere auf der konkaven Seite liegen mag, wonach das System der beiden Medien also ein kollektives ist, so hat man folgende Punkte, Linien und Ebenen auf bekanntem Wege zu bestimmen: *M* ist der Krümmungsmittelpunkt der Fläche *ab*, *MN* der Krümmungshalbmesser, die Verlängerung dieses durch den Scheitel der Krümmung *N* gehenden Radius die optische Achse *MO*. Nach bekannten dioptrischen Gesetzen, an die wir hier nur beiläufig erinnern, wird nun jeder aus dem dünneren Medium kommende, die Fläche *ab* nicht senkrecht treffende Strahl im zweiten Medium dem Einfallslote, das ist der Verlängerung des zum Einfallspunkt gezogenen Radius, zugebrochen, mehr weniger, je nach der Dichtigkeitsdifferenz beider Medien; jeder senkrecht, also in der Richtung eines Radius, auftreffende Strahl geht dagegen im zweiten Medium ungebrochen weiter, also z. B. *ON* als *NM*. Einfallender, gebrochener Strahl und Einfallslot liegen in einer Ebene, der Refraktionsebene. Geht von einem Punkte *A* im ersten Medium ein Büschel divergierender Strahlen („homozentrische Strahlen") gegen *ab*, so werden dieselben so gebrochen, dafs sie im zweiten Medium einen Büschel konvergierender Strahlen bilden, die wiederum homozentrisch sind, d. h. sich alle in einem Punkt *A'*, dem Vereinigungspunkt oder Sammelpunkt, schneiden. Umgekehrt müssen notwendig von *A'* ausgehende homozentrische Strahlen sich jenseits *ab* in *A* schneiden. *A* und *A'* heifsen daher „konjugierte Vereinigungspunkte." Von den divergierenden Strahlen geht derjenige, welcher *ab* senkrecht trifft, ungebrochen, also in der Richtung des Radius durch *M* weiter, der Vereinigungspunkt mufs also auf der Verlängerung einer vom Objektpunkt durch *M* gezogenen Linie liegen. Diese Linie führt den Namen der Richtungslinie, und der Punkt *M*, in welchem die Richtungslinien aller Objektpunkte sich kreuzen, den Namen des Kreuzungs- oder Knotenpunktes der Richtungslinien. Zwei weitere zu bestimmende Punkte sind die beiden Brennpunkte des Systems der beiden Medien. Man bezeichnet bekanntlich als Brennpunkt den Vereinigungspunkt

derjenigen homozentrischen Strahlen, deren Ausgangspunkt in unendlicher Ferne von *ab* auf der optischen Achse liegt, welche also parallel die brechende Fläche treffen. In jedem der beiden Medien existiert ein solcher Brennpunkt für die im andren Medium parallel gegen *ab* treffenden Strahlen. Nach dem Gesetz der Revertibilität der Lichtstrahlen folgt wiederum, dafs die von einem der Brennpunkte ausgehenden divergierenden Strahlen von der brechenden Fläche so gebrochen werden, dafs sie im andren Medium parallel fortgehen, der zum Brennpunkt konjugierte Vereinigungspunkt also in unendlicher Entfernung liegt. Die Entfernungen der beiden

Fig. 118.



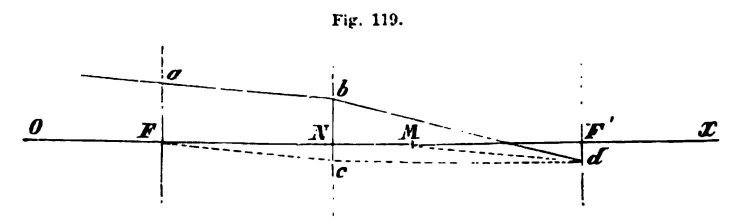
Brennpunkte von dem Scheitelpunkt N heifsen die beiden Brennweiten; bekanntlich ist die Differenz dieser beiden Brennweiten stets gleich dem Radius der brechenden Fläche, so dafs, wenn in Fig. 118 F und F' die beiden Brennpunkte darstellen, M so weit von F' als N von F, oder die Punkte NM symmetrisch zwischen F und F' liegen. Zwei durch die Brennpunkte zur optischen Achse senkrecht gelegte Ebenen *(cd* und *ef)* heifsen die Brennpunkts- oder Fokalebenen. Endlich haben wir zum Behuf der Konstruktion noch eine zur optischen Achse senkrechte Ebene *(gh)* durch den Scheitelpunkt der brechenden Fläche N zu legen, dieser Scheitelpunkt wird als Hauptpunkt, die durch ihn gelegte Ebene als Hauptebene bezeichnet.

Mit Hilfe dieser Data löst man nun die fraglichen Konstruktionsaufgaben auf folgende einfache Weise:

1. Will man zu einem gegebenen einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen finden, bei einem kollektiven System von zwei durch eine sphärische Fläche getrennten Medien, in welchen OX (Fig. 119) die optische Achse, F der Brennpunkt des dünneren, F' der des dichteren Mediums, M der Knotenpunkt und N der Hauptpunkt, die senkrechten durch F, N und F' gezogenen Linien die betreffenden Ebenen sind, der gegebene Strahl die vordere Fokalebene in a, die Hauptebene in b schneidet, so hat man zwei Wege. Entweder man zieht vom vorderen Brennpunkt N eine Parallele zu

ab, welche die Hauptebene in *c* trifft; durch *c* zieht man eine der Achse parallele Linie, welche die hintere Fokalebene in *d* schneidet: eine von *d* nach *b* gezogene gerade Linie stellt alsdann den Weg des gebrochenen Strahls dar. Oder man zieht vom Knotenpunkt

Fig. 119.

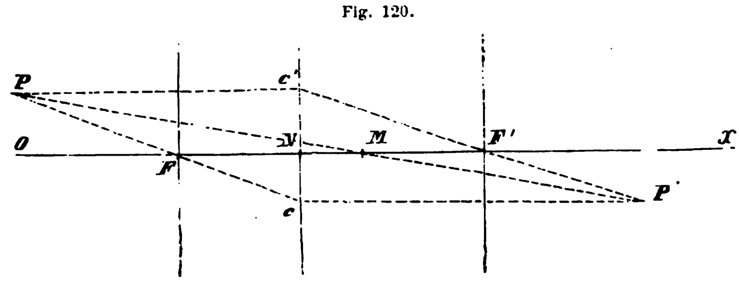


M aus eine Parallele zu *ab* und findet *d* als Durchschnittspunkt dieser Linie mit der hintern Fokalebene: *db* ist wiederum der Weg des gebrochenen Strahls.

2. Will man zu dem Objektpunkt *P* den zugehörigen Bildpunkt *P'* finden, so verfährt man bei gleicher Bedeutung der Linien und Zeichen in Fig. 120 folgendermaſsen.

Man zieht von *P* durch den Brennpunkt *F* eine gerade Linie, welche die Hauptebene in *c* schneidet; der Strahl *PFc* wird wie ein

Fig. 120.



vom Brennpunkt *F* ausgehender Strahl im zweiten Medium parallel der Achse fortgehen; man zieht also von *c* eine Parallele zur Achse. Zweitens zieht man von *P* eine Parallele zur Achse, welche die Hauptebene in *c'* schneidet, ein zur Achse paralleler Strahl muſs aber im zweiten Medium nach dem Brennpunkt F' gehen. Wo die Verlängerung der Linie *c'F'* die von *c* der Achse parallel gezogene Linie schneidet, ist der gesuchte Sammelpunkt *P'* der von *P* ausgehenden Strahlen, also der Bildpunkt von *P*. Statt von *Pc'* und *c'F'* kann man auch die Richtungslinie, d. i. eine von *P* durch den Knotenpunkt *M* gezogene Linie nehmen, und findet ebenso den Sammelpunkt P'.

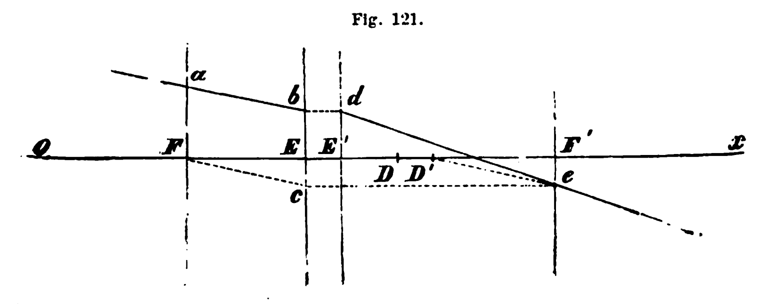
Es fragt sich nun, ob sich ein entsprechendes einfaches Konstruktionsverfahren, wie wir es hier für die einmalige Brechung an einer sphärischen Fläche gefunden haben, auch für den Fall einer b e l i e b i g v i e l m a l i g e n B r e c h u n g an einer beliebigen An-

zahl hintereinander liegender sphärischer Flächen ermitteln läfst, durch das wir den Weg eines gegebenen Strahls nach der letzten Brechung konstruieren können. Ein solches Verfahren und die nötigen Unterlagen zur Anwendung desselben auf unser Auge verdanken wir eben LISTING. Haben wir eine beliebige Anzahl hintereinander auf einer Achse liegender sphärischer Flächen, so läfst sich durch Gleichungen der Weg des Lichtstrahls nach jeder einzelnen Brechung ausdrücken, indem wir bestimmte Zeichen für die verschiedenen Scheitelpunkte N der verschiedenen Flächen, die verschiedenen Krümmungsmittelpunkte M und Krümmungshalbmesser, sowie für die verschiedenen Brechungsindices der durch jene Flächen getrennten Medien einführen. Auf dem Wege der Rechnung nun, den wir hier nicht speziell verfolgen können, ist erwiesen, dafs sich in jedem beliebigen System der Art für die Scheitelpunkte der einzelnen brechenden Flächen zwei Punkte substituieren lassen, denen man eine solche Stellung zu dem System der Flächen geben kann, dafs die Relation des einfallenden Strahls zu dem nach Erleidung aller Brechungen im letzten Medium verlaufenden eine einfache Gestalt und zugleich eine auffallende Analogie mit der Relation zwischen dem einfallenden und dem gebrochenen Strahl bei einmaliger Brechung gewinnt. Diese beiden Punkte, die von GAUSS sogenannten Hauptpunkte, die wir E und E' nennen, vertreten die Stelle von N bei einfacher Brechung in der Art, dafs E (der erste Hauptpunkt) für den einfallenden und E' (der zweite Hauptpunkt) für den Strahl im letzten Brechungsmedium die Bedeutung von N übernimmt. Der zweite Hauptpunkt ist das Bild des ersten. Der wiederholt gebrochene Strahl hat nach seiner letzten Beugung dieselbe Lage gegen E', welche der nur einmal gebrochene Strahl gegen E haben würde, wenn sich in E eine brechende Fläche von einem durch Rechnung zu findenden Halbmesser fände, vorausgesetzt, dafs das erste und letzte Mittel ungleich sind. Sind sie gleich, so hat der gebrochene Strahl gegen E' dieselbe Lage, welche er gegen E bei der Brechung durch eine in E befindliche unendlich dünne Linse von einer ebenfalls durch Rechnung zu ermittelnden Brennweite haben würde. In beiden Fällen hat man daher die für den ausfahrenden Strahl sich ergebende Linie nur um so viel der optischen Achse parallel zu verschieben, als die Entfernung der beiden Hauptpunkte voneinander beträgt. Ebenso lassen sich nun für ein solches System die beiden Brennpunkte F und F' und ihre Lage durch Rechnung finden; F ist dann also derjenige vor der ersten brechenden Fläche auf der Achse gelegene Punkt, in welchem parallele Strahlen, welche im letzten Medium gegen die hinterste brechende Fläche laufen, vereinigt werden; F' liegt umgekehrt im hintersten Medium und vereinigt die parallel auf die vorderste Fläche treffenden Strahlen. Die Entfernung des ersten Brennpunkts F vom vorderen Hauptpunkt E heifst die erste Brennweite, die

Entfernung $E'F'$ die zweite Brennweite. Durch die beiden Hauptpunkte und die beiden Brennpunkte senkrecht zur Achse gelegte Ebenen führen auch hier die Namen der beiden Hauptebenen und der beiden Fokalebenen.

Sowie nun die beiden Hauptpunkte an die Stelle des einen Scheitel- oder Hauptpunktes N der einfachen brechenden Fläche getreten sind, so werden statt des einen Krümmungsmittelpunktes M für das System mehrerer Flächen zwei Punkte, Knotenpunkte, eingeführt. Dieselben, D und D', haben einen ebensoweiten Abstand voneinander wie die Hauptpunkte unter sich, liegen auf der optischen Achse hinter letzteren nach der Seite der gröſseren Brennweite hin und zwar so, daſs sowohl die Entfernung vom vorderen Knotenpunkt bis zum vorderen Hauptpunkt als auch diejenige vom hinteren Knotenpunkt zum hinteren Hauptpunkt gleich ist dem Halbmesser der für sämtliche Brechungsflächen substituierbaren einen. Ihre Bedeutung sowie ihre Anwendung bei der Konstruktion des Strahlengangs sind der des einfachen Knotenpunkts im früheren Falle

Fig. 121.



(p. 352) völlig analog. Wie dort der den Knotenpunkt schneidende Strahl ungebrochen in gerader Linie weiter läuft, so ändert auch hier der in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt hin eingefallene Strahl dieselbe im letzten Medium nicht mehr; da er jedoch zugleich den zweiten Knotenpunkt passieren muſs, so wird der austretende Strahl zwar seiner ursprünglichen Einfallsrichtung parallel sein, dabei aber gegen letztere um den Abstand der beiden Knotenpunkte auf der optischen Achse verschoben erscheinen, wie es die beistehenden Figuren 121 und 122 versinnlichen. Wir erhalten demnach nicht, wie im früheren Beispiele, eine einfache Richtungslinie, sondern zwei einander parallele Richtungslinien, von denen die eine durch den vorderen, die andre durch den hinteren Knotenpunkt geht.

Die Lösung der Konstruktionsaufgaben für das System mehrerer brechender Flächen ist hiermit in folgender Weise gegeben:

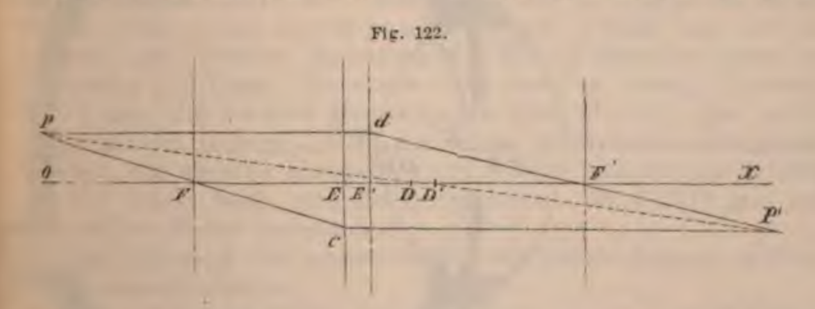
1. Konstruktion des im letzten Medium verlaufenden Strahles. OX (Fig. 121) sei die optische Achse, FF' die beiden

Brennpunkte, EE' die beiden Hauptpunkte mit den entsprechenden Ebenen, DD' die beiden Knotenpunkte. Der gegebene einfallende Strahl treffe die erste Brennpunktsebene in a, die erste Hauptebene in b.

Man zieht vom vorderen Brennpunkt F aus einen zu ab parallelen Strahl, welcher die vordere Hauptebene in c trifft, und zieht von c aus eine Parallele zur Achse (ce), ebenso eine Parallele zur Achse von b bis zur zweiten Hauptebene bd. Verbindet man den Punkt e, wo die Parallele von c die hintere Fokalebene schneidet, mit d, so hat man die Richtung des gebrochenen Strahls de im letzten Medium. Oder man zieht durch den hinteren Knotenpunkt D' eine Parallele zu ab und findet so den Durchschnittspunkt e mit der hinteren Fokalebene und damit den gebrochenen Strahl de.

2. Konstruktion des Bildpunktes zu einem Objektpunkte P. Man zieht von P (Fig. 122) einen Strahl durch den Brennpunkt F, der die erste Hauptebene in c trifft, jenseits also der Achse parallel weiter verlaufen wird (cP'), zweitens von P aus

Fig. 122.

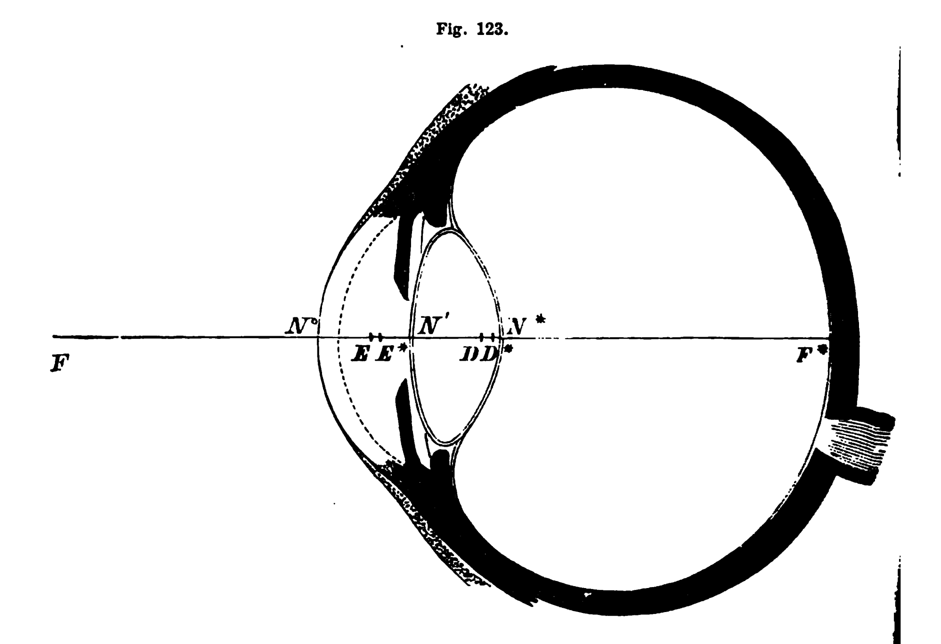


eine Parallele zur Achse, welche die hintere Hauptebene in d trifft, jenseits also durch den hinteren Brennpunkt F' gehen muſs. Wo beide Linien sich schneiden, also in P', ist der gesuchte Bildpunkt. Zu demselben gelangt man auch, wenn man statt Pd von P die Richtungslinie nach D und zu dieser parallel von D' aus die zweite Richtungslinie zieht. Der Durchschnittspunkt der letzteren mit der von c aus gezogenen Parallele gibt ebenfalls P'.

Das schematische Auge. Soll das im vorhergehenden erörterte Konstruktionsverfahren auf den Gang der Lichtstrahlen im Auge anwendbar gemacht werden, so müssen wir uns ein sogenanntes schematisches Auge darstellen, wie dies von Listing geschehen ist. Zu diesem Behuf haben wir über die Abweichungen der einzelnen brechenden Flächen von der Kugelgestalt fortzusehen und jene Flächen als sphärisch mit auf einer geraden Linie liegenden Krümmungsmittelpunkten, das ganze Auge als ein System von drei brechenden Flächen, d. i. der Vorderfläche der Cornea, der Vorder- und Hinterfläche der Linse, und von vier brechenden Medien, d. i. atmosphä-

rischer Luft, Hornhautsubstanz mit *humor aqueus*, Linse und Glaskörper zu betrachten. Als Grundlagen der Rechnung bedarf es nur der Kenntnis folgender Gröſsen: des Abstandes zwischen dem Scheitelpunkt der sphärisch gedachten Cornea und dem der vorderen Linsenfläche, des Abstandes zwischen letzterem und dem Scheitel der hinteren Linsenfläche, ferner der Brechungsindices der vier Medien und endlich der Krümmungshalbmesser der drei brechenden Flächen. Die von verschiedenen Untersuchern durch direkte Messungen für diese Gröſsen gefundenen Werte zeigen, wie aus dem vorhergehenden Paragraphen zu entnehmen ist, so groſse Verschiedenheiten,

Fig. 123.



daſs es LISTING vorgezogen hat, anstatt mittlerer Zahlen, welche man aus den vorhandenen Messungsresultaten ableiten könnte, solche Werte zu wählen, „welche sich bei zweckmäſsiger Wahl der Einheiten in möglichst einfachen und abgerundeten Zahlen darstellen.“ Diese Werte weichen zugleich nicht erheblich von jenen Mittelzahlen ab und bedingen keine gröſseren Fehler, als die ebenfalls nicht begründete Annahme der sphärischen Gestalt der brechenden Flächen und der Homogenität der zu einem Medium verbundenen Formbestandteile. Endlich ist zu erwähnen, daſs in diesem schematischen Auge die Veränderungen, welche bei der Akkommodation eintreten, und die unten zu besprechenden Verhältnisse der sphärischen und chromatischen Aberration auſser acht bleiben müssen.

entspricht das schematische Auge LISTINGS insofern dem nor-
len, als letzteres im ruhenden Zustande für parallele, also aus un-
llicher Ferne kommende Lichtstrahlen akkommodiert anzunehmen
, und demgemäſs im schematischen der hintere Brennpunkt
die Ebene der Netzhaut fällt. Die dem LISTINGschen Auge zu
unde gelegten Werte sind nun folgende: Die Brechungsverhält-
se der vier Medien, das der Luft = 1 gesetzt, sind: das der
rnea und des *humor aqueus* = $^{103}/_{77}$, das der Linse = $^{16}/_{11}$, das
s Glaskörpers = $^{103}/_{77}$. Die drei Halbmesser der Hornhaut, der
rderen und (der konkaven) hinteren Linsenfläche werden zu + 8 mm,
10 mm und — 6 mm, der Abstand des Scheitels der Hornhaut
m Scheitel der vorderen Linsenfläche beide = 4 mm angenommen.
e Rechnung mit diesen Werten ergibt für die beiden Brenn-
nkte, Hauptpunkte und Knotenpunkte des schematischen Auges
lgende Werte: Der erste Hauptpunkt E (Fig. 123) liegt 2,1746
m hinter der Vorderfläche der Hornhaut, der zweite Haupt-
unkt E' 5,4276 mm vor der Hinterfläche der Linse, beide Haupt-
ukte demnach 0,3978 mm voneinander auf der optischen Achse
tfernt. Der erste Brennpunkt F liegt 12,8326 mm vor der
ornhaut, der zweite Brennpunkt F' 14,0746 mm hinter der
interfläche der Linse, die erste Brennweite beträgt demnach
5,0072 mm, die zweite Brennweite 20,0746 mm. Der erste
notenpunkt D liegt 7,2420 mm hinter der vorderen Fläche der
Iornhaut, der zweite Knotenpunkt 0,3602 mm vor der Hinter-
äche der Linse, beide, wie die Hauptpunkte, um 0,3978 mm auf
er optischen Achse auseinander.

Fig. 123 zeigt das schematische LISTINGsche Auge in dreima-
ger Linearvergröſserung.

Ohne irgend erhebliche Fehler bei dioptrischen Konstruktionen
erbeizuführen, kann zur noch gröſseren Vereinfachung dieses
chematische Auge noch weiter reduziert werden. Die ver-
ältnismäſsig sehr geringe Entfernung der beiden Hauptpunkte und
er beiden Knotenpunkte untereinander gestattet nämlich, jedes
olche Paar von Punkten in einen einzigen Punkt zusammen-
uschmelzen. Man erhält dann also nur einen zwischen E und E'
illenden Hauptpunkt und nur einen zwischen D und D' fallenden
notenpunkt; die Lage, welche diese beiden Punkte erhalten, wenn
as Verhältnis der beiden Brennweiten, d. h. also das Brechungs-
erhältnis der Luft und des Glaskörpers ungeändert bleibt, findet
an durch ein einfaches von LISTING angegebenes Konstruktions-
erfahren. Es leuchtet von selbst ein, daſs wir in dem so redu-
ierten Auge dieselben einfachen Verhältnisse haben, wie bei dem
ben angenommenen einfachsten Fall der einmaligen Brechung durch
ine zwei verschiedene Medien trennende sphärische Fläche. Das
anze Auge wird hierbei als ein brechender Apparat aus einer ein-
igen brechenden Substanz von dem Brechungsverhältnis $^{103}/_{77}$ be-

trachtet; die brechende Fläche stellt eine gegen die Luft konvexe sphärische Oberfläche von dem Halbmesser 5,1248 mm vor, der Hauptpunkt derselben liegt um 2,3448 mm hinter dem Scheitelpunkt der wirklichen Cornea, der Knotenpunkt um 0,4764 mm vor der hinteren Linsenfläche. Mit diesem reduzierten schematischen Auge ist es nun leicht, bei praktischen dioptrischen Bestimmungen mit vollkommen hinreichender Genauigkeit auf die oben beschriebene Weise den definitiven Gang jedes gegebenen Strahls im Glaskörper, den Vereinigungspunkt homozentrischer Strahlen eines Objektpunktes hinter der Linse durch Konstruktion zu finden.

HELMHOLTZ[1], welcher in der physiologischen Optik die vollständige mathematische Entwickelung der vorstehenden Sätze von den Kardinalpunkten dioptrischer Systeme gibt, adoptiert die von LISTING dem schematischen Auge zu Grunde gelegten optischen Konstanten, obwohl nach seinen Messungen einige dieser Werte den wirklichen aus mehreren Messungen an menschlichen Augen zu ziehenden Mittelwerten nicht vollkommen entsprechen. So hat LISTING den Radius der Hornhaut etwas zu grofs, den Brechungsindex der Hornhaut etwas zu klein angenommen; die Dicke und Brennweite der Linse, sowie die Entfernung ihrer Vorderfläche von der Hornhaut, welche LISTING der Rechnung zu Grunde legt, entsprechen einem kurzsichtigen Auge; bei normalsichtigen und fernsichtigen ist die Brennweite gröfser, die Dicke der Linse geringer, die Entfernung ihrer Vorderfläche von der Hornhaut kleiner; in den drei von HELMHOLTZ untersuchten lebenden Augen lag die Hinterfläche der Linse vor dem Krümmungsmittelpunkt der Hornhaut, während letzterer bei LISTINGs Auge in der hinteren Linsenfläche selbst liegt. Die individuellen Abweichungen in den Werten der in Rede stehenden Konstanten sind, wie schon aus den Erörterungen des vorigen Paragraphen hervorgeht, sehr beträchtlich; eben darum sind LISTINGs Werte da, wo sich im speziellen Fall die betreffenden Gröfsen nicht direkt ermitteln lassen, mit ebenso gutem Recht anwendbar, wie aus einer grofsen Anzahl vollkommen exakter Messungen gezogene Mittelwerte. Wir werden späterhin beweisen, dafs mit dem Sehen in verschiedene Entfernungen infolge der Akkommodation des Auges für dieselben gewisse Veränderungen in den optischen Konstanten und der Lage der Kardinalpunkte des Auges notwendig eintreten müssen. HELMHOLTZ hat für zwei Akkommodationszustände eines schematischen Auges, welches mit dem LISTINGschen fast ganz übereinstimmt, aber auch den von HELMHOLTZ untersuchten lebenden Augen nahekommt, die optischen Konstanten wie folgt berechnet. Die Längen sind in Millimetern angegeben, als der Ort eines Punktes ist seine Entfernung von der vorderen Hornhautfläche zu verstehen.

---

[1] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 42, 83 u. 111.

	Akkommodation für Ferne.	Akkommodation für Nähe.
Angenommmen:		
[...]mmungsradius der Hornhaut	8,0	8,0
„ der vorderen Linsenfläche	10,0	6,0
„ der hinteren Linsenfläche	6,0	5,5
[...] der vorderen Linsenfläche	3,6	3,2
[...] der hinteren Linsenfläche	7,2	7,2
Berechnet:		
[...]rdere Brennweite der Hornhaut	23,692	23,692
[...]tere „ „ „	31,692	31,692
[...]nnweite der Linse	43,707	33,785
[...]stand des vorderen Hauptpunktes der Linse von der vorderen Fläche	2,1073	1,9745
[...]stand des hinteren von der hinteren	1,2614	1,8100
[...]stand der beiden Hauptpunkte der Linse voneinander	0,2283	0,2155
[...]tere Brennweite des Auges	19,875	17,756
[...]rdere „ „ „	14,858	13,274
[...]t des vorderen Brennpunktes	−12,918	−11,241
[...]t des ersten Hauptpunktes	1,9403	2,0330
[...]t des zweiten Hauptpunktes	2,3563	2,4919
[...]t des ersten Knotenpunktes	6,957	6,515
[...]t des zweiten Knotenpunktes	7,373	6,974
[...]t des hinteren Brennpunktes	22,261	20,248

Die Bedeutung und Entstehung der in dieser Tabelle ent-[...]ltenen Veränderungen der optischen Konstanten wird bei der Lehre [...]n der Akkommodation auseinandergesetzt werden.

Eine sehr vollständige Bestimmung sämtlicher optischen Konstanten und [...]rdinalpunkte beim Nahe- und Fernsehen hat KNAPP[1] mitgeteilt. Wir ver-[...]isen auf seine tabellarische Zusammenstellung der erhaltenen Werte, weil [...]selben eine Einsicht in die Grenzen der hierbei vorkommenden individuellen [...]hwankungen gewähren.

Noch haben wir einen für spätere Betrachtungen wichtigen [...]nkt zu erörtern. Die Stelle des deutlichsten Sehens, auf welche [...]r durch Bewegungen des Auges jedesmal das Bild eines fixierten [...]uchtenden Punktes bringen, ist der Mittelpunkt des sogenannten [...]lben Flecks der Netzhaut. Früher nahm man allgemein an, daſs [...]rselbe am Ende der optischen Achse des Auges, FF^* der Fig. 123, [...]so in F^* liege. Nach HELMHOLTZ[2] ist dies nicht der Fall; es liegt [...]elmehr die Stelle des deutlichsten Sehens etwas nach [...]uſsen und meist etwas nach unten von dem hinteren Ende [...]er Augenachse. Fixieren wir einen leuchtenden Punkt, so bilden [...]emnach die von demselben zum vorderen Knotenpunkt und vom

[1] KNAPP, *Arch. f. Opthalm.* 1860. Bd. VI. Abth. 2. p. 40.
[2] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 70.

hinteren Knotenpunkt zum gelben Fleck gezogenen Richtungslinien einen Winkel mit der Augenachse. Das vor der Hornhaut befindliche Stück einer vorderen Richtungslinie und das im Glaskörper liegende Stück einer hinteren gehören dem Wege eines Lichtstrahls an, den man Richtungsstrahl nennt. HELMHOLTZ nennt denjenigen Richtungsstrahl, welcher die Stelle des deutlichsten Sehens trifft, Gesichtslinie; diese liegt demnach vor dem Auge etwas nach innen und meist nach unten von der Augenachse.

VOLKMANN[1] hat einen ingeniösen Versuch gemacht, die Lage des Knotenpunktes im menschlichen Auge direkt zu bestimmen. Bei Personen mit vorspringenden Augen und dünner durchscheinender Sclerotica kann man durch letztere hindurch das Netzhautbildchen einer Flamme erkennen. Läſst man das Auge möglichst stark nach auſsen wenden und bringt wiederum nach auswärts von der Augenachse unter einem Winkel von 80—85° in derselben eine Lichtflamme an, so sieht man das Bild der letzteren in der Gegend des innern Augenwinkels durch die Sclerotica hindurchschimmern. VOLKMANN maſs mit dem Zirkel den Abstand des Bildchens vom Rande der Iris, bestimmte die Entfernung desselben vom Scheitelpunkte der Hornhaut, zeichnete sodann (nach KRAUSES Angaben über die Durchmesserverhältnisse des Auges) einen horizontalen Durchschnitt des Auges und trug in die Zeichnung den Bildpunkt und die Richtungslinie ein; wo diese die Augenachse schnitt, war der gesuchte Knotenpunkt. Im mittel aus 5 Beobachtungen wurde derselbe 8,39 mm hinter dem Scheitelpunkte der Cornea gefunden, also, wie ein Vergleich mit der vorstehenden Tabelle lehrt, zu groſs. Der Knotenpunkt kann nicht hinter dem Krümmungsmittelpunkt der Hornhaut liegen, was nach VOLKMANN der Fall sein würde. Der Grund der Abweichung liegt nach HELMHOLTZ[2] darin, daſs VOLKMANN die Gesichtslinie für identisch mit der Augenachse annimmt, und daſs in seinem Versuche die Lichtstrahlen die brechenden Flächen unter zu groſsem Winkel treffen, als daſs die auf die Lage der Haupt- und Knotenpunkte bezüglichen Sätze für sie noch strenge Gültigkeit haben könnten. Unabhängig von der anatomischen Bildung des Auges, also allgemein anwendbar, ist die von J. BERNSTEIN[3] eingeführte Methode den Ort des zweiten Knotenpunktes im Auge des lebenden Menschen zu bestimmen. Wegen ihrer Beschreibung muſs auf die Originalabhandlung verwiesen werden; die für BERNSTEINS rechtes Auge in drei Versuchsreihen ermittelten Werte variieren zwischen 7,21 mm, 7,22 und 7,38 mm.

§ 113.

Spiegelung der Lichtstrahlen im Auge, Katoptrik des Auges. Es ist aus der Physik bekannt, daſs beim Übergange von Lichtstrahlen aus einem Medium in ein andres immer nur ein gröſserer oder geringerer Teil derselben in das neue Medium eintritt, ein Teil dagegen zurückgeworfen wird. Es ist ferner bekannt, daſs, wenn der Winkel, welchen die einfallenden Strahlen mit dem Lote bilden, eine bestimmte Gröſse übersteigt, die sogenannte totale Reflexion eintritt, d. h. alle Lichtstrahlen zurückgeworfen werden, keiner von ihnen in das zweite Medium übergeht. Nach diesen

[1] VOLKMANN, in R. WAGNERS *Handwörtb. d. Physiol.* Art. *Sehen.* Bd. III. 1. p. 286.
[2] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 85.
[3] J. BERNSTEIN, *Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1876. p. 509.

physikalischen Thatsachen ist von vornherein zu erwarten, daſs die Strahlen, welche das dioptrische System des Auges durchsetzen, an den Grenzflächen der einzelnen Medien eine teilweise Reflexion erfahren werden; diese Reflexion ist leicht zu bestätigen.

Es findet eine deutliche Spiegelung an drei Flächen des dioptrischen Apparates statt, an der Vorderfläche der Cornea, an der Vorderfläche der Linse und an deren Hinterfläche; an allen drei Stellen bedingt die gekrümmte Oberflächenform eine solche Reflexion, daſs ein verkleinertes reelles oder virtuelles, aufrechtes oder verkehrtes Bild des leuchtenden Objektes, von welchem die auffallenden Strahlen ausgingen, entsteht. Jeden Augenblick kann man sich von dem Vorhandensein des vordersten dieser Bilder, des Spiegelbildes der Cornea, überzeugen, das kleine aufrechte Bild des hellen Fensters oder einer Kerzenflamme wahrnehmen. Bei genauer Beobachtung und unter den geeigneten Bedingungen, wie sie der sogenannte PURKINJE-SANSONsche Versuch voraussetzt, gibt eine Kerzenflamme drei deutliche Bilder von der Lage und Beschaffenheit, wie sie Fig. 124 darstellt. Man läſst das zu beobachtende Auge in einem dunklen Zimmer einen bestimmten Punkt fixieren, stellt eine Lampe seitlich von der Gesichtslinie auf gleicher Höhe mit dem Auge auf und blickt von der andren Seite der Gesichtslinie gegen dasselbe, indem man sein eignes Auge ebenfalls in gleiche Höhe mit dem zu beobachtenden und der Lampe bringt. Am Rande der Pupille sieht man alsdann ein deutliches **aufrechtes** Flammenbild *a*; dies ist das von der **Vorderfläche** der Cornea gespiegelte. Da dieselbe einen konvexen Spiegel darstellt, muſs sie nach bekannten katoptrischen Gesetzen ein verkleinertes, aufrechtes, virtuelles, also hinter der Spiegelfläche liegendes Bild erzeugen. In der Mitte der Pupille sieht man ein zweites schwaches und nicht scharf begrenztes, aber ebenfalls **aufrechtes** Flammenbild *b*, welches von allen drei Bildern am weitesten nach hinten liegend erscheint. Es rührt dasselbe von der **Vorderfläche** der **Linse** her, welche ebenfalls als Konvexspiegel ein aufrechtes virtuelles Bild liefern muſs. Das dritte, kleinste, am *a* gegenüberliegenden Rande der Pupille wahrnehmbare Bild *c* ist ein scharfes **verkehrtes** Bild der Flamme; dieses rührt von der **Hinterfläche** der **Linse** (oder der **Vorderfläche des Glaskörpers**) her, welche als Konkavspiegel von einem jenseits des Krümmungsmittelpunktes befindlichen Objekt ein verkleinertes, umgekehrtes, reelles, vor dem Spiegel liegendes Bild entwerfen muſs. Wir bemerken hier vorläufig, daſs die oben gezeichnete Lage der Bilder für das ruhende auf die Ferne akkommodierte Auge gilt; wie sich die Lage der Bilder beim

Fig. 124.



Nahesehen ändert, werden wir unten zeigen. Auch an der Hinterfläche der Cornea wird Licht wie an der Vorderfläche reflektiert und notwendig ebenso ein aufrechtes virtuelles Bild entworfen. Dasselbe liegt hinter dem der Vorderfläche, erscheint dem letzteren aber meist bis zur teilweisen Deckung angeschmiegt und ist stets weit matter als dieses, so dafs es dem Blick leicht entgeht.

Die Spiegelung der Lichtstrahlen von der Retina verdient in zweierlei Beziehung unsre volle Aufmerksamkeit, einmal, weil sie an die Anwesenheit ganz bestimmter Retinaelemente gebunden ist und auf eine spezifische Funktion derselben als katoptrische Apparate hinzuweisen scheint, zweitens weil auf der Wahrnehmbarmachung der von der Netzhaut zurückgeworfenen Strahlen die Dienste eines für Physiologie und Pathologie gleich wichtigen Instrumentes, des sogenannten Augenspiegels, beruhen. Betrachten wir die Augen andrer, so erscheint uns deren Hintergrund im Binnenraum der Pupille in der Regel vollkommen dunkel, selbst bei hellster Sonnen- oder Kerzenbeleuchtung als ein schwarzes Feld, es dringt kein einziger gespiegelter Strahl aus dem Hintergrund des beobachteten Auges in das unsrige. Nur unter ganz bestimmten, sogleich zu erörternden Bedingungen gelingt es, den Augengrund in rötlichem Schein leuchten zu sehen, wie schon früher zufällig, von BRUECKE zuerst mit gröfserer Aufmerksamkeit, beobachtet worden ist. Bei einer grofsen Anzahl von Tieren dagegen sieht man sehr häufig, und zwar besonders deutlich bei geringerer Helligkeit, den Augengrund auf das glänzendste erleuchtet, abwechselnd gelb, grünlich, bläulich oder auch rot. Die gesetzmäfsigen Ursachen der Dunkelheit wie des Leuchtens ergeben sich aus folgenden Betrachtungen.[1]

Nehmen wir an, ein leuchtender Punkt befinde sich in solcher Entfernung vom Auge, dafs bei entsprechendem Adaptationszustand desselben ein punktförmiges Bild des Punktes gerade auf die percipierende Netzhautfläche fällt. Verhielte sich die Netzhautfläche wie die matte Glastafel in der *camera obscura*, welche vermöge ihrer unzähligen Erhebungen die empfangenen zum Bild vereinigten Lichtstrahlen nach allen Seiten hin reflektiert, so würden wir den Bildpunkt ebenso von allen Seiten her sehen können, wie das Bild auf der Glasplatte. Allein die Netzhaut ist trotz ihrer komplizierten Zusammensetzung aus verschiedenen Formelementen in solchem Grade durchsichtig, dafs fast alle Strahlen durch sie hindurchgehen und wenige nur gespiegelt werden. Die Notwendigkeit dieser Einrichtung für das deutliche Sehen liegt auf der Hand. Würden die

---

[1] Vgl. E. BRUECKE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 444; 1845. p. 387; 1847. p. 225 u. 479. — HELMHOLTZ, *Beschr. e. Augenspiegels z. Unters. d. Netzhaut im lebenden Auge.* Berlin 1851; *Arch. f. physiol. Heilk.* Bd. XI. p. 827; *Handb. d. physiol. Optik.* p. 164. — RUETE, *Der Augenspiegel u. d. Optometer.* Göttingen 1852. — COCCIUS, *Über d. Anwend. d. Augenspiegels nebst Angabe eines neuen Instrumentes.* Leipzig 1853.

n des Bildpunktes nach allen Seiten hin reflektiert, so würden ganze Netzhautfläche treffen und daher eine allgemeine Lichtdung veranlassen, infolge deren das ganze Sehfeld erleuchtet, aber bloſs ein dem Objektpunkt entsprechender heller Punkt nklen Sehfeld erscheinen würde. Die durch die Retina hinegangenen Lichtstrahlen treffen auf die Chorioidea und werer durch die dichte schwarze Pigmentlage, welche deren Innenuskleidet, zum gröſsten Teile absorbiert, um so mehr natürlich, värzer die Fläche ist. Eine absolut schwarze Fläche, welche icht absorbierte, existiert aber nicht, es muſs demnach auch r Chorioidea immer noch ein geringer Teil der sie treffenden rahlen zurückgeworfen, gespiegelt werden. Diese Spiegelung r keine unregelmäſsige, allseitige, wie von einer matten Fläche, n eine so regelmäſsige, daſs von allen in einem Netzhautpunkt gten Strahlen eines leuchtenden Objektpunkts derjenige lerselben, welcher zurückgeworfen wird, (zum gröſsten uf dem gleichen Wege, auf dem er gekommen, auch k, aus der Pupille heraus wieder nach dem leuchtenden tpunkt geht. Dies ist das wichtigste Grundgesetz der lung in der Retina oder richtiger von der Chorioidea aus. ldpunkt auf der Retina verhält sich bei dieser Spiegelung ganz njugierter Vereinigungspunkt zum betreffenden Objektpunkt. n ersterem ausgehenden gespiegelten homozentrischen Strahlen gen sich wieder in letzterem, indem jeder gespiegelte dieselben Brechungen in den dioptrischen Medien auf Rückwege erfährt, die er bei seinem Eindringen von auſsen m Hinwege erlitten hat; das Spiegelbild des Retinabildes lso in den Objektpunkt. Es leuchtet ein, daſs wir dieses lbild mit unserm Auge, welches sich seitwärts vom Objektbefindet, nicht sehen können. Die Ursache dieser regelen Reflexion hat BRUECKE mit feinem Scharfblick aus der gischen Beschaffenheit der Retina zu erschlieſsen versucht ich völlig ausreichend durch die pallisadenartige Anordnung e optischen Eigenschaften der Stäbchen- und Zapfenschicht . Nur insofern dürfte eine im allgemeinen nicht einmal sehr liche Änderung seiner Deduktionen durch den Fortschritt Kenntnisse nötig geworden sein, als die Definition, welche Zeit seiner ersten Publikation von einem Retinastäbchen gehat und bei dem damaligen Standpunkte des histologischen s geben muſste, zur Zeit nicht mehr auf das Stäbchen als , sondern nur auf einen Teil desselben, das sogenannte Auſsenpaſst. Von diesem das Prinzip der BRUECKEschen Theorie m entferntesten berührenden Umstand abgesehen, werden wir sten Vordersatz derselben, daſs jeder Lichtstrahl, welcher von er ins Auge fällt und die innersten Schichten der Retina rungen hat, schlieſslich in ein aus stark lichtbrechender Sub-

stanz gebildetes, in eine weniger stark brechende Kittmasse eingebettetes Prisma eintritt, auch heute noch unbedingt beipflichten und den daraus abgeleiteten Folgerungen zustimmen müssen Aus dem Gange der Lichtstrahlen und der senkrechten Stellung der Prismen, also der Stäbchen- und Zapfenaufsenglieder, ergibt sich aber unmittelbar, dafs die ersteren sich entweder in der Achse eines der letzteren fortpflanzen, oder die Seitenwand, mit welcher es an seinen Nachbar grenzt und welche von einer dünnen Lage schwach brechender Substanz umhüllt wird, unter einem sehr beträchtlichen Einfallswinkel treffen werden. Dieser Einfallswinkel wird unter allen Umständen so grofs sein, dafs der Strahl in die schwachbrechende Aufsenschicht nicht eindringen kann, sondern eine totale Reflexion erleiden mufs. Der total reflektierte Strahl trifft an der Basis des Stäbchens die Chorioidea, wird hier, wenn dieselbe der Pigmentlage nicht ermangelt, zum gröfsten Teil absorbiert; der zurückgeworfene Teil aber trifft die andre Seitenwand wieder unter so grofsem Einfallswinkel, dafs abermals totale Reflexion eintritt, mithin der reflektierte Strahl nach derselben Netzhautstelle zurückgeschickt wird, durch welche er eingetreten war. Einen ganz besonderen Umfang wird diese katoptrische Funktion der Stäbchen natürlich erlangen müssen, wo die Chorioidea keine schwarze Pigmentlage hat, also bei den Tieren, deren Augen mit einem sogenannten Tapetum versehen sind, einem hellen metallisch glänzenden, je nach der Tierart verschieden gefärbten Fleck auf der Innenseite der Chorioidea. Denn auf diesem Tapetum findet so gut wie keine Absorption der Lichtstrahlen statt; fast alle werden mit der Farbe, welche das Tapetum selbst an der getroffenen Stelle hat, zurückgeworfen. Selbstverständlich verleiht der von M. SCHULTZE geführte Nachweis, dafs die Stäbchenaufsenglieder aller Tiere aus übereinandergeschichteten durch eine zarte Kittsubstanz untereinander verklebten Plättchen aufgebaut sind, der BRUECKEschen Theorie neue und wichtige Unterstützung. Denn offenbar ist nach physikalischen Prinzipien nichts geeigneter das Reflexionsvermögen eines durchsichtigen Körpers zu steigern, als wenn man ihn in lauter kleine durch dünne Lagen schwächer brechender Substanz getrennte Teile zerlegt und dadurch die Zahl der reflektierenden Flächen steigert. Den Aufsengliedern der Stäbchen eine ausschliefslich katoptrische Bedeutung zuzuerkennen, wie BRUECKE ursprünglich wollte, war indessen nur so lange statthaft, als man einen Zusammenhang zwischen Stäbchen und Opticusfasern mit Grund in Abrede stellen zu müssen glaubte, kann aber den heutigen histologischen Errungenschaften und ganz besonders den Beobachtungen BOLLS und KÜHNES gegenüber, welche eine chemische Veränderung im Stäbchenaufsenglied infolge seiner Durchleuchtung dargethan haben, nicht mehr zulässig erscheinen. Vielmehr ist kaum zu bezweifeln, dafs den Stäbchenaufsengliedern und wegen ihrer grofsen morphologischen

schaft auch den Zapfenaußengliedern neben ihrer Bedeu-
katoptrische Apparate, kraft deren sie die Lichtstrahlen
erhalten und ein Übertreten sowohl der reflektierten als
direkten in Nachbarstäbchen verhindern, außerdem noch
gen innewohnt, als Umsetzungsorgan der Ätherschwingungen
Nervenreiz zu dienen.

Satz, daſs alles Licht, welches von der Retina gespiegelt
demselben Wege, auf welchem es gekommen, zurückgeht,
in voller Strenge gültig. Wird ein sehr
d, einer Flamme z. B., auf der Netzhaut
, so wird von demselben ein wenn auch
er Teil Licht diffus zerstreut. Den Beweis
erden wir bei der Lehre von den
en Wahrnehmungen geben.

ren wir jetzt zu unsrer Betrachtung zu-
ir haben gesehen, daſs bei richtiger
dation des Auges B Fig. 125 für den
kt A die Strahlen des letzteren im Punkt
haut vereinigt, die gespiegelten aber in A
sammelt werden, daher nicht in das beob-
Auge C gelangen können, diesem also die
von B dunkel erscheint. Denken wir
len Akkommodationszustand des Auges un-
den Leuchtpunkt aber nach A' vorgerückt,
der Vereinigungspunkt der von A' in das
enden Strahlen nach a', fällt also hinter
aut; auf der Netzhaut selbst entsteht ein
ngskreis bc. Das Bild dieses Zerstreuungs-
muſs notwendig, da das Auge für A
liert geblieben ist, nach A fallen, und hier
is von dem Durchmesser de bilden. Be-
h das beobachtende Auge mit seiner
nerhalb dieses Kreises, so wird es einen
von bc kommenden Lichtstrahlen auffangen,
n Grund des Auges B erleuchtet sehen.
sen Bedingungen beobachtete BRUECKE das
des menschlichen Auges; auf dieses Prinzip
HOLTZ seinen „einfachsten Augenspiegel"
. HELMHOLTZ sieht an einer Lichtflamme,
ischen seinem und dem zu beobachtenden
h befindet, deren direkte Strahlen aber
en Schirm vom Auge des Beobachters ab-
erden, vorbei in das zu beobachtende Auge,
h für einen Gegenstand hinter dem Beobachter akkommodiert.
lie Stärke des Augenleuchtens wächst, je entfernter von der
lie Objekte liegen, auf welche sich das Auge akkommodiert,

Fig. 125.



unter gewöhnlichen Verhältnissen aber diese Entfernung nicl
reichend grofs gemacht werden kann, so bringt HELMHOLTZ vor
untersuchende Auge eine Konvexlinse, durch welche es weit
gemacht wird. Es kann dann das Auge kein deutliches Fla
bild auf seiner Netzhaut bilden, sondern nur einen hellen Ze
ungskreis. Die von diesem gespiegelten Strahlen werden v
Konvexlinse vor dem Auge gesammelt, in ihrem Brennpunkt,
sie parallel austraten. Auf dieses von der Linse entworfen
gröfserte Bild des Zerstreuungskreises akkommodiert der Beol
sein Auge und erhält dann ein deutliches umgekehrtes Bi
erleuchteten Netzhautstellen.

Es gibt indessen noch andre Methoden, die von der Retina gespi
Strahlen einem andren Auge sichtbar zu machen. Der ursprünglich voi
HOLTZ konstruierte Augenspiegel beruht auf folgendem Prinzip. Vor dem zu beobachtenden Auge befindet sich ein System übereinander geschichteter Glasplatten, welche C (Fig. 126) im Durchschnitt zeigt, deren Ebene so schräg gegen das Auge B geneigt ist, dafs die von der Lichtquelle A ausgehenden Strahlen zum Teil nach der Pupille von B reflektiert werden. Werden diese Strahlen auf der Netzhaut zu einem Punkt a vereinigt, so gehen die gespiegelten Strahlen auf demselben Wege, auf dem sie gekommen sind, zurück und treffen daher die Glasplatten wieder an denselben Punkten, von denen sie in das Auge geworfen wurden. Ein Teil derselben wird von hier aus nach A zurückgeworfen, ein andrer Teil geht indessen durch die Glasplatten hindurch. Stellt sich das Auge des Beobachters E in die Richtung dieser Strahlen, so sieht es den Augengrund von B erleuchtet. Das Hohlglas D dient dazu, die durch die Glasplatten getretenen konvergierenden Strahlen divergent oder parallel, wie in der Figur angedeutet, zu machen, so dafs das Auge des Beobachters sie auf seiner eignen Netzhaut zur Vereinigung bringen, mithin ein deutliches virtuelles, aufrechtes Bild des erleuchteten Teiles der Netzhaut von B erhalten kann. Es gewährt dieser ursprüngliche HELMHOLTZsche Spiegel den für physiologische Untersuchungen sehr wesentlichen Vorteil, dafs man mit demselben das Netzhautbild der Flamme, seine Lage, sowie seine Veränderung bei der Akkommodation auf nähere oder fernere Objekte genau beobachten kann, was bei der vorher erläuterten Methode, bei welcher ja die Bildung eines mö
grofsen Zertreuungskreises des Flammenbildes Bedingung war, unm
ist. Ist das zu untersuchende Auge für das Spiegelbild der Flamme
adaptiert, so sieht man ein scharfes Bild derselben auf der Netzhaut.

Fig. 126.

rige Teil der Netzhaut erscheint aber nicht dunkel, sondern leuchtet mehr niger stark rötlich; diese Erleuchtung rührt von der Spiegelung diffusen chtes her, welches neben dem zum Bilde vereinigten auf die Netzhaut fällt, B. vom erleuchteten Gesicht des Beobachters. Es geht auch durch die nicht nz undurchsichtige Sclerotica eine geringe Menge Licht hindurch, welches, es weder die Stäbchen unter solchen Verhältnissen trifft, dafs es auf denben Weg zurückgeworfen wird, noch durch das dioptrische System in diese rhältnisse gebracht werden kann, diffus gespiegelt, zum Teil auch durch die pille austritt und so zum Auge des Beobachters gelangen kann.

Nach einem dritten Prinzip sind die Augenspiegel von Ruete und Coccius d eine grofse Anzahl von Modifikationen dieser Instrumente, deren Urheber r hier nicht alle aufzählen können, konstruiert. Der wesentliche Teil des eteschen Instrumentes ist ein Hohlspiegel mit kleiner zentraler Öffnung, bei m Instrument von Coccius ein kleiner in der Mitte durchbohrter Planspiegel. wird derselbe gegen eine neben dem zu beobachtenden Auge befindliche chtquelle so gerichtet, dafs deren Strahlen von der Spiegelfläche in das zu obachtende Auge geworfen werden, während der Beobachter durch die zenale Öffnung im Spiegel nach demselben blickt. Eine vor das beleuchtete uge gehaltene Konvexlinse leistet hierbei dieselben Dienste, welche wir oben i dem einfachen Helmholtzschen Verfahren angegeben haben, nur mit m Unterschied, dafs das zur Wahrnehmung gelangende Bild der Netzhaut n reelles umgekehrtes ist. Coccius konzentriert das Licht durch eine ischen Flamme und Spiegel eingeschobene Sammellinse. Es kann hier nicht nsre Aufgabe sein, uns auf eine ausführliche Kritik des Konstruktionsprinzips, er Leistungen, Vorzüge und Mängel der verschiedenen Instrumente einzulassen. ine vollständige Entwickelung der mathematischen Theorie der Augenspiegel ibt Helmholtz. Eine Übersicht der bisher bekannt gewordenen Arten des ugenspiegels ist in den gröfseren Handbüchern der Ophthalmologie zu suchen.[1]

Wir gedenken hier nur noch der sinnreichen Idee von Coccius[2], aus en Gesetzen der Netzhautspiegelung eine Methode abzuleiten, welche die elbstbeobachtung des eignen Augenhintergrundes gestattet, und eines von Berthold[3] angegebenen Verfahrens, zwei gleichzeitigen Beobachtern das etzhautbild einer dritten Person wahrnehmbar zu machen. Das von Coccius sonnene, Autophthalmoskop benannte Instrument besteht aus einer innen schwärzten Röhre, deren eines Ende durch eine Konvexlinse, das andre urch einen Planspiegel mit zentraler Öffnung und nach aufsen gewendeter piegelfläche geschlossen ist. Hält man dasselbe, während man das Auge dicht r die Spiegelfläche bringt, so gegen eine Lichtflamme, dafs deren Strahlen ie Eintrittsfläche des Sehnerven beleuchten, und richtet die Sehachse gegen en Rand der Öffnung in den Spiegel, so können die von der beleuchteten etzhautstelle gespiegelten Strahlen von dem Spiegel in das Auge und zwar uf dessen gelben Fleck zurückgeworfen werden. Ein andres Autophthalskop hat Heymann konstruiert; dasselbe ist so eingerichtet, dafs die von der etzhaut des einen, z. B. des linken Auges gespiegelten Strahlen mit Hilfe ines Spiegels und eines Prismas in das rechte Auge geworfen werden, so dafs tzteres die erleuchtete Netzhaut des linken (im umgekehrten Bilde) wahrimmt. Das Heymannsche Instrument hat vor dem Cocciusschen besonders en Vorteil, dafs man mit demselben auch die Stelle des direkten Sehens eobachten kann, was bei letzterem unmöglich ist. Bertholds Verfahren, die etina eines dritten zwei gleichzeitigen Beobachtern zugänglich zu machen, esteht einfach darin, die seitliche Flamme, deren gespiegelte Strahlen jeder inzelne Beobachter bedarf, um den Augenhintergrund des untersuchten Auges u erhellen, durch einen zweiten Reflexionsspiegel zu ersetzen, welcher erst

---

[1] Snellen u. Landolt, *Handb. d. gesamten Augenheilk.*, herausgeg. v. A. Graefe u. h. Saemisch. 1874. Bd. III. 1. Thl. p. 141 u. fg.

[2] Coccius a. a. O.

[3] E. Berthold, *Berl. klin. Wochenschr.* 1875. No. 25.

seinerseits von einer intensiven Lichtquelle beleuchtet wird und deren Strahlen dem ersten Spiegel übermittelt. Ebenso wie der erste Beobachter das Bild des Augenhintergrundes nur darum erblickt, weil sein eignes Auge die erleuchtenden Strahlen liefert und durch Spiegelung zurückempfängt, aus dem gleichen Grunde muſs auch der zweite, durch den zweiten Spiegel hindurchsehende Beobachter das Retinabild im Spiegel des ersten gewahr werden.

Welche Erscheinungen die durch Spiegelung erleuchtet gesehene Retina darbietet, ist nicht hier zu erörtern; das Verhalten des Flammenbildes, der Eintrittsstelle des Sehnerven, der Retinagefäſse wird am einem andren Orte zur Sprache kommen. Was das gleichmäſsig rote oder rotgelbe Aussehen des erleuchteten Augenhintergrundes betrifft, so wird dasselbe hauptsächlich durch die Anwesenheit des Blutes in der Choriokapillaris bedingt, dessen Farbe durch die nicht von Pigment bedeckten Querschnitte der Stäbchen- und Zapfenauſsenglieder in reflektiertem Lichte durchschimmert und von dem Braun des gleichzeitig durchstrahlten Fuscins im Retinaepithel eine entsprechende Beimischung empfängt. Eine Beteiligung des Sehpurpurs (s. o. p. 320) an dem ophthalmoskopisch wahrnehmbaren Rot des Augenhintergrundes ist von mehreren Seiten gänzlich in Abrede gestellt worden.[1] Nichtsdestoweniger scheint eine solche mindestens nicht absolut ausgeschlossen, da nach Versuchen von HELFREICH[2] der Augenhintergrund dekapitierter Kaninchen infolge starker Durchleuchtung merklich abblaſst, was eben nur aus dem Fortfall einer vom Sehpurpur abhängigen Farbenkomponente erklärt werden kann. Die Stelle des direkten Sehens, die *macula lutea*, erscheint nach HELMHOLTZ dunkler als die übrige Netzhaut und graugelb ohne Beimischung von Rot; COCCIUS stellt dies in Abrede, es hat nach ihm der gelbe Fleck dieselbe Färbung wie die übrige Netzhaut, wird aber unter gewissen Verhältnissen durch einen eigentümlichen Lichtreflex, den er von der Gegenwart der *fovea centralis* herleitet, erkennbar. DONDERS wies direkt nach, daſs dieser Lichtreflex die Stelle des direkten Sehens einnimmt; HEYMANN dagegen behauptet nach Beobachtungen mit dem Autophthalmoskop am eignen Auge, daſs die fragliche Stelle nur durch ihre dunklere Färbung von dem übrigen Augengrund sich unterscheide. Die Eintrittsstelle des Sehnerven erscheint regelmäſsig als helle, gelblich gefärbte Scheibe, aus deren Mitte die Arterien und Venen der Retina hervortretend gesehen werden.[3]

Was das Leuchten der mit einem Tapetum versehenen Tieraugen betrifft, so geht schon aus dem bisher Erörterten hervor, daſs dasselbe dem Augenleuchten des Menschen ganz analog ist, auf derselben Spiegelung beruht, unter denselben Bedingungen sichtbar

---

[1] O. BECKER, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1877. Bd. XV. p. 145. — KÜHNE, HERMANN *Handb. d. Physiol.* 1879. Bd. III. p. 235 (275).

[2] HELFREICH, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1877. No. 7. p. 113.

[3] COCCIUS, *Glaucom, Entzündung* u. s. w. Leipzig 1862. p. 52. — HEYMANN, *Die Autoskopie d. Auges.* Leipzig 1863. — Vgl. ferner BRECHT, *Arch. f. Ophthalm.* 1875. Bd. XXI. Abth. 2 p. 1, u. SCHMIDT-RIMPLER, ebenda Abth. 3. p. 17.

wird; die beträchtliche Reflexion von dem hellen Hintergrunde, welchen das Tapetum bildet, bedingt, dafs das Leuchten auch dann wahrzunehmen ist, wenn nur wenige Strahlen in solcher Richtung dorthin gelangen, dafs sie nach unserm Auge zurückgeworfen werden können. Die frühere Ansicht, dafs das Phänomen auf einer Lichtentwickelung im Inneren des Auges beruhe, ist längst aufgegeben. BRUECKE hat durch sorgfältige Experimente an Hunden erwiesen, dafs die verschiedenen Farben, in welchen der Augengrund leuchtet: blau, grün, hellgelb, weifs, selbst schwach violett, stets mit der Farbe der betreffenden Tapetumstelle, von welcher Strahlen nach dem Auge des Beobachters reflektiert werden, übereinstimmen, dafs aber der zuweilen unter diesen Farben hervorleuchtende hellrote Schein von ebendort verlaufenden grofsen Gefäfsstämmen herrührt. Es ist kaum möglich zu bezweifeln, dafs diese reflektierten Strahlen nicht ebenso wie die direkt einfallenden eine erregende Wirkung auf die Retina ausüben sollten und sich mit diesen nicht auch hinsichtlich ihres Reizeffektes summieren könnten (BRUECKE). Augen, welche ein Tapetum besitzen, müssen demnach vorzüglich geeignet sein auch bei schwacher Beleuchtung (zur Nachtzeit) Gegenstände zu erkennen, da in ihnen das eindringende Licht nicht nur eine höchst unbedeutende Absorption erfährt, sondern auch der erregbaren Retinasubstanz, nachdem es dieselbe bereits einmal passiert hat, durch Reflexion zu einem maximalen Betrage von neuem zugeführt wird. Eine anatomische Unterstützung findet diese Vermutung in dem Umstande, dafs das Tapetum stets hinter den beim Sehen am meisten beteiligten Netzhautstellen liegt, bei *raja batis* z. B. in Form eines Streifens der spaltförmigen Pupille gegenübersteht.

Der Bau des Tapetums ist zuerst von ESCHRICHT und später von BRUECKE untersucht worden.[1] Dasjenige der Säugetiere bildet eine selbständige gefäfslose Membran, welche zwischen der inneren die Kapillargefäfse enthaltenden und der äufseren die Gefäfsstämme führenden Schicht der Chorioidea liegt; die aus ersterer zu letzterer gehenden Verbindungsgefäfse durchbohren nur das Tapetum. Die Tapetmembran zeigt bei verschiedenen Tieren eine wesentlich verschiedene Struktur. Während sie bei den Wiederkäuern aus kreuzweise verlaufenden wellenförmig gekrümmten glatten Fasern besteht, welche durch Interferenz die Farben erzeugen, ist sie nach BRUECKE bei den Fleischfressern lediglich aus polygonalen kernhaltigen, bei auffallendem Licht blau, bei durchgehendem gelblich gefärbten Zellen zusammengesetzt, welche als dünne Blättchen ebenfalls geeignet sind Interferenzfarben zu geben. Auch das Tapetum der Fische ist aus Zellen gebildet; in diesen Zellen sind aber kleine Kristalle eines silberglänzenden Stoffes (Guanin) abgelagert, welche den bekannten Silberglanz des Augenhintergrundes hervorbringen. Der Kapillarmembran der Chorioidea liegt bekanntlich nach einwärts zunächst das mit Pigmentkörnchen erfüllte Retinaepithel auf. Bei denjenigen Tieren, welche ein Tapetum besitzen, finden wir jedoch die Zellen jener Epithelschicht entweder vollständig frei von Pigment oder doch nur vereinzelt mit solchem versehen.

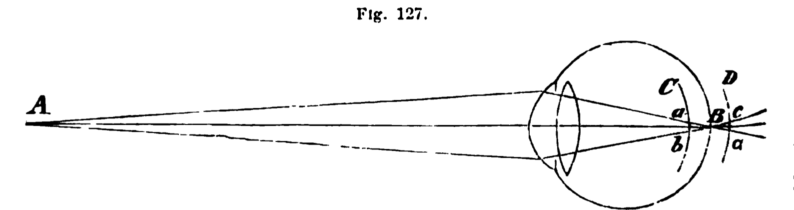
---

[1] ESCHRICHT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1838. p. 575. — E. BRUECKE ebenda. 1845. p. 387.

§ 114.

Von der Akkommodation des Auges. Es ist oben bei der Lehre vom Gange der Lichtstrahlen im Auge der Beweis geführt worden, daſs der Vereinigungspunkt derjenigen Strahlen, welche von einem leuchtenden Punkte vor dem dioptrischen System ausgegangen sind, seinen Abstand von der hintersten brechenden Fläche mit dem Abstand des Objektpunktes von der vordersten Fläche wechselt, daſs die beiden Grenzen dieser Ortsveränderung durch den hinteren Brennpunkt und einen unendlich entfernten Punkt, in welchem die vom vorderen Brennpunkt ausgegangenen Strahlen zur Vereinigung kommen, gebildet werden. Bleiben daher Form und Lage der brechenden Medien des Auges vollkommen unverändert, so rückt das von ihnen entworfene Bild eines Objektes aus dem hinteren Brennpunkt in unendliche Ferne hinaus, wenn sich das Objekt aus unendlicher Ferne bis zum vorderen Brennpunkt nähert. Befindet sich nun der auffangende Schirm, welchen die Netzhaut darstellt, in einer bestimmten Entfernung hinter der Linse, und nehmen wir diese unveränderlich gedachte Entfernung so groſs an, daſs sie die konjugierte Vereinigungsweite zu einem Abstand des leuchtenden Objektes von 3 m vor der Cornea bildet, daſs also von einem 3 m vor dem Auge gelegenen Punkte ein scharfes punktförmiges Bild gerade in die Ebene der Netzhaut fällt, so leuchtet ein, daſs die Strahlen jedes näher zum Auge gelegenen Punktes hinter der Netzhaut, die von einem ferneren Punkte ausgehenden vor der Netzhaut zur Vereinigung kommen müssen, in ersterem Falle also die Netzhaut von konvergierenden, noch nicht vereinigten Strahlen, im letzteren von divergierenden der Vereinigung bereits unterworfen gewesenen getroffen werden muſs. In beiden Fällen empfängt daher die Netzhaut statt eines punktförmigen Bildes einen Zerstreuungskreis, der um so gröſser ist, je weiter vor oder hinter die Netzhaut der Scheitel des betreffenden Strahlenkegels fällt. Zur Erläuterung dienen die Figg. 127 u. 128. Liegt

Fig. 127.



bei unveränderlicher Form und Lage der brechenden Medien der Vereinigungspunkt des von A ausgehenden Strahlenkegels in B hinter der Linse, so kann die Netzhaut nur dann ein punktförmiges

ld erhalten, wenn ihre Ebene durch B geht; liegt sie der Linse ıer, wie in C, so schneiden sie die konvergierenden Strahlen einem Zerstreuungskreise von dem Durchmesser ab, liegt sie iter ab von der Linse, wie in D, so bilden die divergierenden rahlen einen Zerstreuungskreis von dem Durchmesser cd.

Haben wir vor dem Auge, auf der Sehachse hintereinander gend, drei leuchtende Punkte A B C, so fallen hinter der Linse

Fig. 128.



Vereinigungspunkte ihrer Strahlen in entsprechender Ordnung a b c hintereinander, wie durch die Linien angedeutet ist. Ist Abstand zwischen Retina und Linse so grofs, dafs der reinigungspunkt b in die Ebene der ersteren fällt, so bilden rohl die Strahlen von A als auch diejenigen von C daselbst en Zerstreuungskreis, die von A nach, die von C vor ihrer reinigung. Befindet sich nun vor dem Auge ein Objekt, lches aus einer Menge nebeneinander liegender leuchtender nkte zusammengesetzt zu denken ist, so wird, wenn diese nkte z. B. in der Entfernung von A liegen, jeder derselben einen streuungskreis auf der Retina entwerfen; die Zerstreuungskreise Nachbarpunkte müssen sich zum Teil decken, und so entsteht verwischtes undeutliches Bild des Objektes; wir sehen das Ob- t nicht scharf, sondern mit verwaschenen Konturen und alle seine zelnheiten undeutlich. Sind z. B. die von zwei nebeneinander genden Punkten ausgehenden Strahlen verschieden gefärbt, so ken sich die ihnen entsprechenden verschiedenfarbigen Zerstreu- gskreise, und an der Netzhautstelle, welche von beiden Farben genommen wird, entsteht eine Mischfarbe, daher auch die ent- echende Mischempfindung, deren Qualität wir eben fälschlich dem Grunde liegenden Bilde vindizieren. Es ist von Interesse, die Gröfse Zerstreuungskreise zu berechnen, welche bei gegebenem unver- lerlichem Abstand von Netzhaut und Linse von jedem in bestimmter ſserer oder geringerer Entfernung vom Auge angebrachten Punkt f der Netzhaut entworfen werden müssen. LISTING[1] hat diese Be- hnung ausgeführt, und derselben sein schematisches Auge, bei lchem also auf die Netzhaut der hintere Brennpunkt, d. i. der

[1] LISTING, a. a. O. p. 499.

Vereinigungspunkt paralleler Strahlen fällt, zu Grunde gelegt.
fand dann folgende Durchmesser der Zerstreuungskreise für di
gehörigen Abstände der Leuchtpunkte:

Abstand des Leuchtpunktes.	Abstand des Vereinigungspunktes vom hintern Brennpunkt (Retina).	Durchmesser der Ze streuungskreise.
∞	0 mm	0 mm
65 Meter	0,005 „	0,0011 „
25 „	0,012 „	0,0027 „
12 „	0,025 „	0,0056 „
5 „	0,050 „	0,0112 „
3 „	0,100 „	0,0222 „
1,500 „	0,20 „	0,0443 „
0,750 „	0,40 „	0,0825 „
0,375 „	0,80 „	0,1616 „
0,188 „	1,60 „	0,3122 „
0,094 „	3,20 „	0,5768 „
0,088 „	3,42 „	0,6484 „

Es geht aus diesen Zahlen hervor, dafs der Durchmesser
Zerstreuungskreise mit der Annäherung des unendlich fernen Leu
punktes im Anfang aufserordentlich langsam wächst, später dag
in gröfserer Nähe des Auges bei erheblich geringerer
rückung des Leuchtpunktes verhältnismäfsig viel rascher. Bei
enormen Verrückung des Leuchtpunktes aus unendlicher Ferne
auf 65 m Abstand vom Auge rückt der Vereinigungspunkt aus
Brennpunkt, d. h. der Retina, nur um 0,005 mm nach rückw
während später, wenn der Leuchtpunkt aus 188 mm Entfer
auf 94 mm vorrückt, der Vereinigungspunkt sich um 1,60 mm
schiebt und bereits 3,20 mm hinter die Netzhaut fällt.

Aus den angeführten physikalischen Thatsachen und Ges
ergibt sich demnach mit Gewifsheit, dafs unsre Augen nie
gleichzeitig zwei Objekte, welche in verschiedenen Entfernu
vom Auge hintereinander liegen, gleich deutlich wahrnehmen kön
sondern, wenn das vordere deutlich erscheint, das Bild des hint
verwaschen, undeutlich werden mufs, und umgekehrt. Da nun
die tägliche Erfahrung lehrt, dafs ein gesundes Auge Objekte, w
in den verschiedensten Entfernungen vom Auge liegen, nacheina
vollständig scharf wahrnehmen kann, einen 20 cm vor das A
gehaltenen Finger so scharf wie einen 20 m entfernten Baum
folgt hieraus mit Gewifsheit, dafs das Auge die Fähigkeit h
mufs, willkürlich bei Betrachtung von Gegenständen in j
beliebigen Entfernung für jeden sich so einzurichten, dafs die
demselben ausgegangenen Strahlen gerade in der empfi
lichen Ebene der Netzhaut zur Vereinigung kommen;
es nun, dafs es diese Einrichtung durch ein Vor- oder Zur
schieben der Retina nach Art der matten Glastafel in der *can
obscura*, oder durch Veränderungen im dioptrischen Apparat, wel

ir nähere Objekte stärker brechend gemacht werden müfste, be-
erkstelligt. Diese Fähigkeit des Auges, sich für das deutliche
ehen, dessen unerläfsliche Bedingung die Vereinigung der Strahlen
ı der Netzhaut selbst ist, einzurichten, zu adaptieren oder
u akkommodieren, bezeichnet man mit einem Wort als An-
assungs- oder Akkommodationsvermögen des Auges. Wir
aben nun zunächst sichere Beweise für das Vorhandensein dieses
'ermögens beizubringen und sodann die Frage zu erörtern, in
elchen Veränderungen die Einrichtung für Nähe und Ferne besteht,
elches der Mechanismus der Akkommodation ist.

In früherer Zeit haben einige namhafte Physiologen, vor allen TREVIRANUS
nd MAGENDIE[1], das Vorhandensein und die Notwendigkeit von Akkommodations-
eränderungen in Abrede gestellt und dem in Form und relativer Lage seiner
'eile unveränderlichen dioptrischen System des Auges das Vermögen vindiziert,
trahlen aus jeder beliebigen Entfernung gerade auf der Netzhautebene zu ver-
inigen. Es ist leicht, den hierbei vorgefallenen Irrtum zu widerlegen; die Art und
Veise, wie MAGENDIE und HOLDAT zu ihrer Ansicht gelangt sind, zeigt ohne weiteres
ie Unhaltbarkeit derselben. Wir wissen, dafs man an den herauspräparierten
ugen frisch getöteter weifser Kaninchen durch die Sclerotica hindurch das
etzhautbildchen vor dem Auge gelegener Objekte wahrnehmen kann. MAGENDIE
vill dieses Bild für ferne und nahe Objekte gleich deutlich und scharf gefunden
aben. VOLKMANN[2] hat die Unzulässigkeit dieses Arguments genügend beleuchtet.
lätte MAGENDIE das Netzhautbildchen mit starken Vergröfserungen untersucht,
o würde er sich wie VOLKMANN u. a. von der Gegenwart der Zerstreuungs-
reise, die uns am unzweideutigsten das eigne Auge kennen lehrt, überzeugt
aben. GERLING[3] hat zuerst die Netzhautbilder einer mikroskopischen Be-
rachtung unterworfen und nicht allein verschiedene Deutlichkeit derselben bei
erschiedenem Abstand der Objekte vom Auge bestimmt wahrgenommen,
ondern auch aus der Parallaxe der Bilder den Abstand des Focus von der
etzhaut berechnet. Noch genauere direkte Beobachtungen hat CRAMER (s. u.)
n dem Auge eines Kindes kurz nach dem Tode desselben angestellt. Es
urde Sclerotica, Chorioidea und Retina des herausgeschnittenen Auges am
interen Pole abgetragen und das auf der Hinterfläche des Glaskörpers (durch
eflexion von einem Spiegel) entworfene Bild unter dem Mikroskop bei 80maliger
ergröfserung betrachtet. Um nicht durch Änderungen des eignen Akkommo-
ationszustandes beirrt zu werden, fixierte CRAMER während der Beobachtungs-
eit ein auf das Präparat gelegtes Haar und kontrollierte so an der Konstanz
eines Wahrnehmungsvermögens diejenige der dioptrischen Eigenschaften seines
ignen Auges. Es ergab sich, dafs zur deutlichen Wahrnehmung der Bilder eine
ndre Einstellung des Focus nötig war, wenn das Bild von entfernten Häusern,
ls wenn es von einer nahegelegenen Nadel herrührte. Wenn ENGEL[4] fand,
afs eine Kristalllinse Bilder von Gegenständen, die 7 Zoll vom Auge ab-
tehen, fast gleich deutlich wie solche von 226 Zoll Abstand zeigt, so liegt
ies, wie MAYER[5] gezeigt hat, an der kurzen Fokaldistanz der isolierten Linse,
ilt aber nicht für das zusammengesetzte dioptrische System mit gröfserer
rennweite. Eine kurze Kritik der übrigen Versuche, die Notwendigkeit einer
kkommodation zu widerlegen, gibt HELMHOLTZ.[6]

---

[1] TREVIRANUS, *Beiträge z. Aufklärung d. Ersch. d. organ. Lebens.* I. Heft: *Über d. blättrige
extur d. Krystalllinse des Auges.* Bremen 1835. — MAGENDIE, *Précis élém. de physiologie.* 4e édit.
836. Vol. I. p. 73.

[2] VOLKMANN, R. WAGNERS *Handwörtb. d. Physiol.* Art. *Sehen.* Bd. III. 1. p. 299.

[3] GERLING, POGGENDORFFS *Annalen.* 1839. Bd. CXXII. p. 243.

[4] ENGEL, *Prager Vierteljahrschr. f. d. prakt. Heilk.* 1850. Bd. I. p. 167.

[5] MAYER, *Prager Vierteljahrschr. f. d. prakt. Heilk.* 1851. Bd. IV. p. 92.

[6] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 118.

Folgende einfache, jeden Augenblick anzustellende Versuche zeigen sowohl die **Notwendigkeit** als auch das **Vorhandensein** des **Akkommodationsvermögens**. Halten wir in einer Entfernung von z. B. 30 cm einen Finger vor das eine Auge, während das andre geschlossen ist, und fixieren denselben, so erscheint er scharf und deutlich, ein in gerader Linie hinter dem Finger gelegenes Fenster eines gegenüberliegenden Hauses dagegen undeutlich und verwaschen, wenn wir dem Bild desselben, während wir unverwandt den Finger fixieren, unsre Aufmerksamkeit zuwenden. Fixieren wir dann das Fenster, so erscheint dieses scharf, und umgekehrt der Finger vor dem Auge undeutlich mit verwaschenen Umrissen. Wir können also willkürlich entweder den nahen Finger oder das entfernte Fenster, niemals aber beide zugleich, scharf sehen. Ist das Bild des Fingers scharf, vereinigen sich also die von ihm ausgehenden Strahlenkegel auf der Netzhaut, so fallen die Vereinigungspunkte der vom Fenster ausgehenden Strahlen vor die Netzhaut, auf die Netzhaut aber die Zerstreuungskreise der nach der Vereinigung wieder divergierenden Strahlen; im andren Falle kommen die Strahlen des Fingers erst hinter der Netzhaut zur Vereinigung.

Am instruktivsten veranschaulicht die fraglichen Verhältnisse der sogenannte SCHEINERsche **Versuch**, welcher auf folgende Weise anzustellen ist. Man sticht in ein Kartenblatt mit einer Nadel zwei enge Öffnungen in einem Abstand, der geringer als der Durchmesser der Pupille ist, also etwa 2 mm voneinander; auf ein Brettchen steckt man ferner drei Stecknadeln in gerader Linie und bestimmten Abständen hintereinander, und bringt dieses Brettchen so vor das eine Auge, daſs die Verbindungslinie der Nadeln in die Verlängerung der Sehachse desselben fällt. Hält man nun dicht vor die Pupille dieses Auges die beiden Öffnungen des Kartenblattes und betrachtet durch dieselben *eine* von den Stecknadeln, so werden die beiden andern nicht fixierten, vor oder hinter jener gelegenen, *undeutlich* und *doppelt* erscheinen. Folgende schematische Figg. 127 u. 128 erläutern auf das klarste dieses Phänomen und seine Ursachen. CC stellt in beiden Figuren das Kartenblatt mit seinen beiden feinen Öffnungen $e\,f$, $A\,B$ die beiden auf der Sehachse hintereinander gelegenen Stecknadeln vor, von denen jede (durch die beiden Öffnungen des Kartenblattes) je zwei Bündel von Strahlen in das Auge schickt. In Fig. 127 ist der Fall dargestellt, daſs die vordere der Nadeln A fixiert wird, das Auge also der Art eingerichtet ist, daſs der Vereinigungspunkt a der von jener Nadel ausgehenden Strahlen gerade in die Ebene der Netzhaut fällt. Nach dioptrischen Gesetzen muſs daher der Vereinigungspunkt b der von der entfernteren Nadel B entsandten Strahlen *vor* die Netzhaut fallen. Die beiden durch und f gegangenen Büschel kreuzen sich demnach in b und gehe nach der Kreuzung divergierend weiter, der durch e gegangene trif die Netzhaut in d mit divergierenden Strahlen, also mit einem Ze-

treuungskreis, während der durch *f* gegangene Strahlenbüschel in seinen entsprechenden Zerstreuungskreis bildet. Daraus folgt not-endig, daſs wir von der fixierten Nadel *A* ein scharfes, von *B* agegen zwei zu beiden Seiten von *a* gelegene undeutliche Bilder rhalten werden.

Fig. 127.

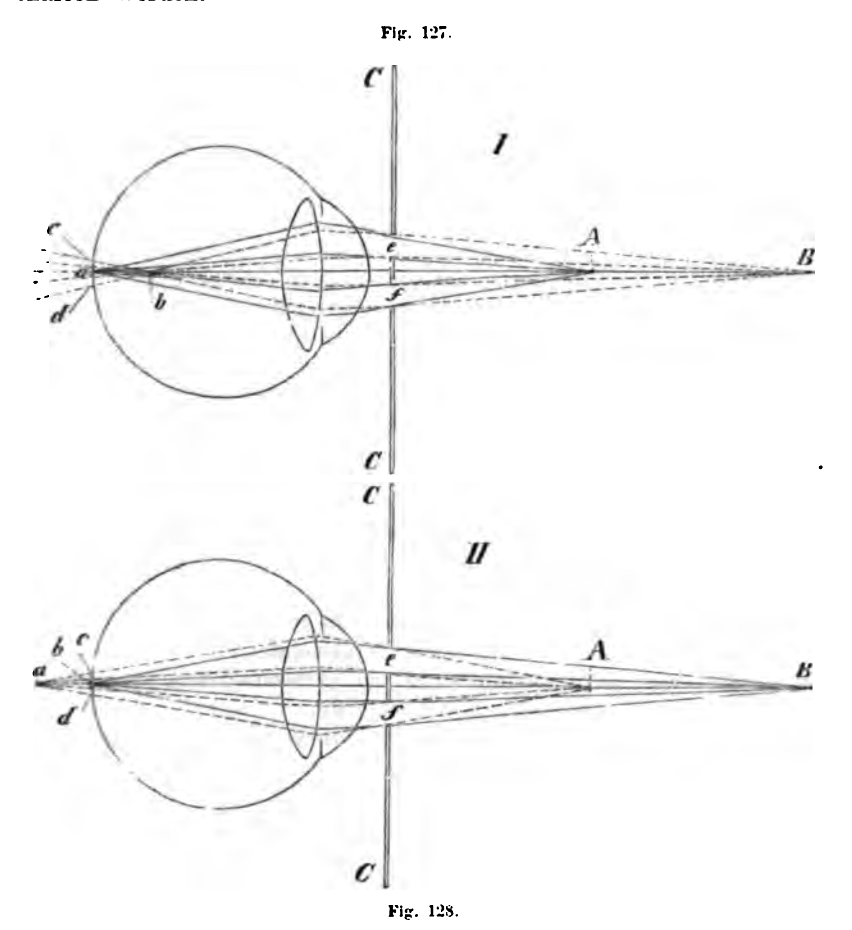


Fig. 128.

Gerade das Umgekehrte findet statt, wenn wir, wie in Fig. 128 dargestellt ist, die hintere Nadel *B* fixieren, den Vereinigungspunkt *b* ihrer durch *e* und *f* gegangenen Strahlenbüschel also in die Ebene der Retina bringen. Es muſs dann der Vereinigungspunkt *a* der Strahlen der näheren Nadel *A* hinter die Netzhaut fallen, jeder der beiden Strahlenbüschel trifft daher für sich mit konvergierenden Strahlen die Netzhaut, und bildet demnach einen Zerstreuungskreis, der durch *e* gegangene in *c*, der durch *f* gegangene in *d*; wir sehen

also von A zwei undeutliche Bilder, welche symmetrisch zu beiden Seiten des scharfen Bildes von B liegen. Verschliefsen wir während des Versuches eines der beiden Kartenblattlöcher, z. B. e, so wird jedesmal eines der undeutlichen Doppelbilder der nicht fixierten Nadel wegfallen, und zwar, wie sich aus den Figuren von selbst ergibt, in Fig. 127 dasjenige, welches sich auf der entgegengesetzten Seite wie das verschlossene Loch, befindet, also d, in Fig. 128 dagegen das auf derselben Seite in c liegende. Letztere Verhältnisse lassen sich nach CZERMAK besonders anschaulich machen, wenn man vor beiden Öffnungen des Kartenblattes verschiedenfarbige Gläser anbringt. Endlich liefert, wie bereits oben angedeutet, der Augenspiegel den direktesten unzweideutigsten Beweis für die Notwendigkeit und die Existenz von Adaptationsveränderungen. Mit dem Instrument von HELMHOLTZ, welches wir oben beschrieben haben, kann man ohne Schwierigkeiten wahrnehmen, dafs von den nebeneinander auf der Retina entworfenen Bildern ungleich weit entfernter Objekte immer nur eins und zwar dasjenige, welches das untersuchte Auge fixiert, deutlich und scharf erscheint, alle übrigen dagegen verwaschen durch Bildung von Zerstreuungskreisen, in um so höherem Grade, je mehr ihr Abstand vom Auge von demjenigen des fixierten Objekts differiert.

Wir müssen hier der Erörterung der Akkommodationsveränderungen selbst notwendig einige wichtige Vorbemerkungen vorausschicken. Zunächst ist hervorzuheben, dafs eine absolute Schärfe des Bildes, eine punktförmige Vereinigung der Strahlen eines Leuchtpunktes im strengsten mathematischen Sinne, innerhalb des Auges zum scharfen Sehen nicht unumgänglich erforderlich, übrigens, wie unten genauer erwiesen werden soll, infolge der nicht sphärischen Gestalt der brechenden Flächen, insbesondere der Hornhaut, und der Verschiedenheit ihrer Krümmung in verschiedenen Meridianen nicht einmal möglich ist. Es kann die gröfstmögliche Schärfe der Wahrnehmungen auch bei Gegenwart von Zerstreuungskreisen erreicht werden, sobald dieselben nur eine gewisse Durchmessergröfse nicht überschreiten. Diese Gröfse ist anatomisch gegeben, und zwar durch die Gröfse der Empfindungselemente der Retina. Wir haben bereits in der Einleitung zum Gesichtssinn auseinandergesetzt, dafs wir uns die Netzhaut zur Erklärung der räumlichen Gesichtswahrnehmungen notwendig als eine Mosaik nebeneinander regelmäfsig angeordneter Empfindungselemente vorstellen müssen.

Das anatomische Substrat für diese physiologische Forderung ist, wie wir bald genauer zu erörtern haben werden, in der Schicht der Stäbchen und Zapfen zu suchen. Nehmen wir an, dafs jedes dieser kleinen Gebilde ein Empfindungselement vorstellt, so ist damit zugleich auch gesagt, dafs die Erregung eines solchen, gleichviel welche Stelle seines mefsbaren Umfangs davon getroffen wird, immer nur eine einfache Empfindung veranlassen kann, dafs es folglich

influfs auf die Schärfe der Wahrnehmung sein wird, ob die
gungspunkte der Lichtstrahlen auf der Retina wirklich genau
rmig sind, wie sie es sein müfsten, wenn Retinabilder von
Schärfe des Umrisses entstehen sollten, oder jeder Strahlen-
, wie es wirklich der Fall ist, einen Zerstreuungskreis in dem von
ellten Zapfen oder Stäbchen bildet. Notwendig zum deutlichen
st daher nur die Reduktion der Zerstreuungskreise auf die dem
en Durchmesser der Empfindungselemente gleiche Gröfse, eine
Verkleinerung bis zum mathematischen Punkt kann die Schärfe
hrnehmungen nicht mehr erhöhen. Der Spielraum, welcher
ch für das deutliche Sehen bei gleichem Adaptationszustand des
gewonnen ist, kommt uns beim Beobachten entfernterer Ob-
ohl zu statten. Betrachten wir einen entfernten Baum z. B.,
n wir nicht etwa blofs die Blätter und Äste deutlich, die
in einer Ebene liegen, sondern ohne merklichen Unterschied
härfe gleichzeitig alle übrigen sowohl die vordersten als
die hintersten deutlich. Aus LISTINGS Zahlen (p. 372)
rvor, dafs ein für unendliche Ferne akkommodiertes Auge
kkommodationsveränderung alle zwischen unendlicher Ferne
5 Meter Abstand vom Auge gelegenen Objekte gleich
wahrnimmt, da bei letzterem Abstand die Zerstreuungs-
erst den geringen, nicht einmal die Durchmesser der Stäbchen-
apfenaufsenglieder erheblich überschreitenden Durchmesser
,0011 mm erreicht haben (vgl. o. p. 319). Ferner ist
visser Spielraum für die scharfe Wahrnehmung ohne Akkom-
onsveränderung dadurch gegeben, dafs aller Wahrscheinlichkeit
ie empfindende Fläche der Retina nicht eine Ebene im
en Sinne ist, sondern eine gewisse Tiefe besitzt. Halten
wiederum vorläufig an die Stäbchen- und Zapfenschicht, so
wahrscheinlich, dafs ein Bild mit derselben Schärfe wahr-
nen wird, wenn es in eine Ebene fällt, die durch die inneren
jener Elemente gelegt wird, als wenn die Brennebene in die
Teile der JACOBschen Membran fällt. In ersterem Falle
die nach der Vereinigung divergierend weiter gehenden
n schon darum das deutliche Sehen nicht durch Übertreten
e Empfindungelemente stören, weil sie nach BRUECKES scharf-
r Theorie durch ihre totale Reflexion an diesem störenden
tt gehindert werden.

us den vorhergehenden Erörterungen folgt, dafs das Auge
blofs für einen einzigen Punkt, sondern für eine Reihe von
einander liegenden Punkten akkommodiert ist, welche
ich scharf bei gleichem Akkommodationszustand wahrgenommen
Eine solche Punktreihe nennt CZERMAK[1], der diese Ver-
e einer gründlichen Betrachtung unterworfen hat, eine

---

[1] CZERMAK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1854. Bd. XII. p. 322.

Akkommodationslinie (im engeren Sinne), während er denjenigen Punkt der Reihe, für welchen das Auge eigentlich optisch eingerichtet ist, als Akkommodationspunkt bezeichnet. Stellt nun z. B. die einfache Linie *ab* eine solche Akkommodationslinie dar, werden also alle zwischen *ab* gelegenen Punkte gleichzeitig gleich scharf wahrgenommen, so werden alle Objekte, die diesseits *b* und jenseits *a* liegen, undeutlich wahrgenommen; und zwar wächst die Undeutlichkeit in einem bestimmten Verhältnis mit der Entfernung des Objektes von *a* und *b*, welches Verhältnis man graphisch durch Spaltung der Linie *ab* in zwei divergierende Linien diesseits *b* und jenseits *a* darstellen kann, wie Fig. 129 zeigt. Das Verhältnis der Undeutlichkeit zweier in *c* und *d* gelegener Objekte wird ausgedrückt durch das Verhältnis der Breite des von beiden divergierenden Linien eingeschlossenen Raumes an den betreffenden Stellen. Eine solche graphische Darstellung der verhältnismäßsigen Deutlichkeit einer unendlichen Reihe hintereinander gelegener Objekte bei gegebenem Akkommodationszustand nennt CZERMAK eine Akkommodationslinie im weiteren Sinne. Es leuchtet ein, daſs diese Linie sich für jeden Akkommodationszustand anders gestalten muſs. Die einfache Linie *ab* muſs notwendig um so länger werden, auf je gröſsere Fernen das Auge akkommodiert ist; haben wir das Auge für unendliche Ferne akkommodiert, so erstreckt sich nach LISTING die Linie *ab* von einem Punkte, der 65 m vom Auge absteht, bis in die unendliche Ferne, in welcher *a* liegt, wenn das Auge sich auf der Seite von *b* befindet. Nach dem Gesetz, daſs die Zerstreuungskreise naher Objekte beim Abrücken aus dem Akkommodationspunkt unverhältnismäſsig rascher wachsen als diejenigen entfernter, folgt weiter, daſs der Akkommodationspunkt in CZERMAKs Sinne nicht in der Mitte von *ab*, sondern näher nach der Seite des Auges, nach *b* zu, also etwa in *e* liegen muſs; daſs ferner die Divergenz der beiden Spaltungslinien diesseits von *b* nach dem Auge zu beträchtlicher ausfallen muſs als jenseits *a*. Man kann eine solche CZERMAKsche Akkommodationslinie im weiteren Sinne jeden Augenblick in Wirklichkeit sehen durch folgenden einfachen Versuch. Spannt man vor einem Auge in der Richtung der optischen Achse einen langen dünnen Faden aus, und fixiert einen beliebigen Punkt seiner Länge, so erscheint der ganze Faden genau so wie Fig. 129. Man sieht eine Strecke des Fadens diesseits und jenseits des fixierten Punktes (*e*) vollkommen deutlich, linienförmig (*ab*); jenseits und diesseits dieser Strecke erfährt das Fadenbild eine allmählich zunehmende Verbreiterung und wird undeutlich. Mit der Verschiebung des Fixationspunktes verschiebt sich auch die

Fig. 129.

charf sichtbare Strecke, und zwar verlängert sie sich, wenn man inen entfernteren Punkt fixiert, und verkürzt sich im umgekehrten 'alle. Es geht hieraus hervor, daſs beim Sehen in kürzeren Entrnungen Akkommodationsveränderungen viel wichtiger für das charfe Sehen und in viel gröſserem Maſsstabe notwendig sind, als eim Sehen in gröſseren Entfernungen.

Ein andrer von Czermak angegebener instruktiver Versuch ist folgender. Ian macht auf eine Glasplatte einen schwarzen Punkt und hält dieselbe vor ine Druckschrift. Nähert man nun das Auge der Glasplatte so weit als möglich, hne daſs die Wahrnehmung des Punktes an Deutlichkeit verliert, so kann ian zu einer und derselben Zeit nur eines der beiden Gesichtsobjekte, niemals ber Punkt und Schrift zugleich scharf erkennen. Entfernt man sich alsdann ber mit dem Auge weiter und weiter von der Glasplatte, so wird man schlieſsich eine Distanz finden, in welcher beide gleichzeitig scharf gesehen werden, 'unkt und Druckschrift liegen dann eben in der Akkommodationslinie *ab* der bigen Figur. Je weiter die Druckschrift von der Glasplatte absteht, desto reiter muſs natürlich das beobachtende Auge abrücken, um die besprochene Vahrnehmung zu machen.

Die gleich deutliche Wahrnehmung einer Reihe hintereinander gelegener Punkte, also die Erscheinung der Akkommodationslinie *ab* n Czermaks Sinne, beruht indessen faktisch nicht bloſs auf dem Umstand, daſs die percipierende Schicht der Netzhaut eine gewisse Tiefe besitzt, sondern auch auf dem unten zu besprechenden Faktum, daſs wirklich infolge der Asymmetrie der brechenden Flächen des dioptrischen Apparates das Bild jedes Objektpunktes eine Linie darstellt, d. h. daſs die von einem Objektpunkt ausgehenden Strahlen nicht alle in einem Punkt vereinigt werden, sondern diejenigen, welche durch die stärker gekrümmten Meridiane der Hornhaut gehen, früher als die durch die schwächer gekrümmten Meridiane gebrochenen, mithin dem Objektpunkt eine Reihe hintereinanderliegender Bildpunkte entspricht. Sturm glaubte sogar, daſs durch diesen Umstand die Notwendigkeit jeder Akkommodationsveränderung für das Auge aufgehoben sei, was längst widerlegt ist, und Donders glaubt wenigstens die Erscheinung der Czermakschen Akkommodationslinie darauf zurückführen zu müssen. Indessen wenn auch faktisch beide Bedingungen der in Rede stehenden Tiefenausdehnung des gleichzeitig deutlichen Sehraumes nicht zu trennen sind, so wäre immer noch vorauszusetzen erlaubt, daſs auch bei sphärisch gekrümmten Flächen und vollkommener Korrektur der sphärischen Aberration eine Akkommodationslinie infolge der nicht zu bezweifelnden Tiefenausdehnung der percipierenden Netzhautschicht erscheinen müſste.

Es fragt sich nun, in welchem Sinne eine aktive Akkommodationsveränderung im Auge notwendig ist, d. h., ob dasselbe im Ruhezustande für ferne oder nahe Objekte eingerichtet und ob daher die fragliche Veränderung für das Nahesehen oder für das Fernsehen eintreten muſs. Volkmann[1], welcher anfänglich das ruhende Auge

[1] Volkmann, a. a. O. p. 300.

für eine mittlere Entfernung adaptiert glaubte und daher aktive Veränderungen für die Einstellung sowohl auf ferne als auch für nahe Gegenstände voraussetzte, hat später seine Ansicht geändert und das ruhende Auge als für die Ferne akkommodiert angenommen. Entscheidend spricht dafür folgender Versuch. Betrachtet man, wie beim SCHEINERschen Versuch, durch die zwei Öffnungen eines Kartenblattes einen in der Verlängerung der optischen Achse ausgespannten Faden und fixiert einen Punkt desselben, so erscheint der Faden an diesem Punkt einfach, jenseits und diesseits dagegen doppelt, so daſs der Anschein von zwei unter spitzem Winkel sich kreuzenden Fäden entsteht. Schlieſst man nun das Auge, so findet man nach dem Öffnen den Kreuzungspunkt, also den Punkt, für welchen das Auge akkommodiert ist, stets an einer bestimmten Stelle; durch willkürliche Anstrengung kann man nun diesen Kreuzungspunkt dem Auge viel näher rücken, ihn aber nach der bisherigen allgemeinen Annahme nicht weiter vom Auge entfernen. Hieraus schlieſst VOLKMANN, daſs es nur eine einseitige Akkommodationsthätigkeit gibt, deren Erfolg der ist, daſs Strahlen, welche bei dem ruhenden Auge erst hinter der Netzhaut zur Vereinigung kommen, auf dieser selbst zur Vereinigung gebracht werden. Ist das Auge aktiv für ein nahes Objekt akkommodiert und soll es für ein entfernteres eingerichtet werden, so geschieht dies nur durch ein Nachlassen jener aktiven Anstrengung in dem erforderlichen Grade.

Ein Versuch die frühere Ansicht von VOLKMANN zu rehabilitieren ist nur einmal noch durch TH. WEBER[1] gemacht worden. Seinen Beobachtungen zufolge sollte wenigstens manchen Augen die Fähigkeit zukommen, sich aktiv auch für Entfernungen einzurichten, welche jenseits des bei ruhendem Auge scharf gesehenen Punktes gelegen sind. Man darf jedoch wohl mit Sicherheit behaupten, daſs diejenigen Einrichtungen, welche normalerweise die Akkommodation unsers Auges ermöglichen, stets nur eine aktive Adaptierung für diesseits der eben angegebenen Grenze befindliche Gesichtsobjekte herbeizuführen imstande sind, und daſs auſser diesen sämtlich auf das Augeninnere beschränkten Vorkehrungen keine andern dem gleichen Zwecke dienenden existieren. Die einzige Möglichkeit einen Akkommodationsvorgang im Sinne WEBERS, oder um seine Bezeichnung zu brauchen, eine negative Akkommodation zu bewirken, läge in dem Einfluſs der äuſseren Augenmuskeln, welche durch ihre gemeinsame Aktion den Bulbus zu komprimieren und mithin die im Innern desselben herrschende Spannung zu erhöhen vermögen. Da jede Steigerung des intraokularen Drucks wenigstens anfänglich eine Abplattung der Cornea zur unmittelbaren Folge hat[2], so würde durch sie auch das dioptrische Vermögen des Auges verringert und somit eine sogenannte negative Akkommodation erzielt werden können. Zweifellos dürfte aber auf diesem Wege immer nur ein sehr unbedeutender Effekt erreicht und, wie die einfachste Selbstbeobachtung lehrt, von uns auch nur ausnahmsweise zu erreichen versucht werden.

Kein Auge ist imstande, sich für alle möglichen Entfernungen der Leuchtobjekte von der unmittelbaren Nähe der Hornhaut bis

[1] TH. WEBER, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1855. Bd. XI. p. 479.
[2] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 116. — SCHELSKE, *Arch. f. Ophthalmol.* 1864. Bd. X. Abth. 2. p. 1.

ır unendlichen Ferne zu akkommodieren. Es gibt für jedes Auge nen Grenzabstand, über welchen hinaus ein Objekt nicht weiter enähert werden kann, und einen zweiten Grenzpunkt, über welıen hinaus es nicht weiter entfernt werden kann, ohne undeutlich ı werden; mit andern Worten: Strahlen, welche von einem diesits des ersteren oder einem jenseits des letzteren gelegenen Punkte ivergierend ausgehen, können von dem Auge nicht mehr zur Vernigung auf der empfindlichen Netzhautfläche gebracht werden. Die on zu nahen Objekten ausgehenden Strahlen kommen trotz größtıöglicher Akkommodationsanstrengung erst hinter der Netzhaut, die on zu fernen ausgehenden schon vor der Netzhaut zur Vereinigung. Ian bezeichnet diese beiden Grenzpunkte als den Nahepunkt und en Fernpunkt; der Abstand zwischen beiden, also der Raum, ınerhalb dessen ein Objekt an jeder Stelle deutlich gesehen werden ann, heißt die deutliche Sehweite.

Man unterscheidet noch unter dem Namen mittlere Sehweite oder Sehweite schlechthin diejenige Entfernung vom Auge, in welcher dasselbe kleine Gegenstände, wie Druckschrift, noch deutlich erkennt. Begreiflicherweise kann von einer konstanten Größe dieses Wertes keine Rede sein. Da indessen die Zugrundelegung einer bestimmten Sehweite, z. B. für die Berechnung der vergrößernden Kraft eines Mikroskops, notwendig ist, so liegt das Bedürfnis vor ein allgemein gültiges Maß konventionell festzustellen. In neuerer und neuester Zeit pflegen sich einige der besten Optiker (Hartnack, Zeiss) ausschließlich des Wertes von 250 mm mittlerer Sehweite bei der Berechnung der Mikroskopvergrößerung zu bedienen.

Der Abstand der beiden eben erwähnten Grenzpunkte vom Scheitel der Hornhaut und ihre gegenseitige Entfernung variieren individuell; man bestimmt dieselben mittels eines einfachen, auf dem Scheinerschen Versuch beruhenden Verfahrens auf die schon angedeutete Weise. Man läßt das zu untersuchende Auge eine Nadelspitze (oder ein Haar) durch die Öffnungen eines Kartenblattes betrachten, während dieselbe auf der Verlängerungslinie der optischen Achse aus der unmittelbaren Nähe der Hornhaut allmählich mehr und mehr vom Auge entfernt wird. Die Nadel erscheint anfangs trotz aller Akkommodationsanstrengung doppelt, weil ihre Strahlen hinter der Retina sich vereinigen, wird dann an einem bestimmten Punkt einfach und deutlich, dies ist der Nahepunkt; sie bleibt dann eine geringere oder größere Strecke lang einfach, die gemessene Länge dieser Strecke gibt den Umfang der deutlichen Sehweite; an ihrer Grenze liegt der Punkt, von dem aus die Nadel wieder doppelt und undeutlich erscheint und bei weiterer Verschiebung so bleibt, der Fernpunkt. Verschiedene Instrumente, Optometer[1], sind auf dieses Verfahren gegründet.

[1] Über Optometer u. Optometrie vgl. Helmholtz, a. a. O. p. 100, ferner Snellen und Landolt, *Handb. d. gesammten Augenheilk.*, herausgegeben v. A. Graefe u. Th. Saemisch. Bd. III. 1. p. 74 u. fg.

Allgemein gültige Mittelwerte für die Sehweite sind wegen der grofsen Differenzen bei den einzelnen Augen füglich nicht aufzustellen, wohl aber lassen sich der Charakter dieser Differenzen und die Ursachen derselben verwerten, um eine Anzahl wohldefinierbarer Kategorien von Augen zu unterscheiden und die wechselvolle Reihe der Einzelfälle nach bestimmten Regeln zu ordnen. In der einen dieser Kategorien ist der Fernpunkt in unendlicher Ferne gelegen, das akkommodierte, ruhende Auge vermag also parallele Strahlen auf seiner Netzhaut zum Bilde zu vereinigen, während sein Nahepunkt etwa um 10 cm von seinem vorderen Knotenpunkte absteht. Es ist dies die Kategorie der normalen Augen. Eine zweite Kategorie kennzeichnet sich dadurch, dafs sich der Nahepunkt der in ihren Bereich fallenden Strahlen gewöhnlich in geringerem Abstande vom vorderen Knotenpunkte als bei den normalen Augen, der Fernpunkt in endlicher Entfernung befindet. Augen dieser Art können also immer nur divergente Strahlen, wie sie von nahe- und nächstgelegenen Gegenständen entsandt werden, zu einem deutlichen Retinabilde vereinigen und werden deshalb kurzsichtige genannt. Endlich trifft man auch Fälle, in welchen ein reeller Fernpunkt gänzlich fehlt und nur ein virtueller hinter dem Bulbus gelegener existiert, der Nahepunkt weiter als normal vom vorderen Knotenpunkt des Auges abgerückt ist. Hier ist also das nicht akkommodierte Auge lediglich imstande konvergente Strahlen, welche sich bei ungebrochenem Verlauf hinter der Retina schneiden würden, zur Herstellung eines Retinabildes zu verwenden und vermag sich parallelen oder schwach divergenten Strahlen nur durch das ihm innewohnende Akkommodationsvermögen anzupassen. Man heifst solche Augen überweitsichtige. Wie man erkennt, sind alle bisher erwähnten Augenvarietäten durch Schwankungen des Brechungsvermögens bedingt und entlehnen ihre wesentlichen dioptrischen Merkmale dem wechselnden Verhalten des Fernpunktes. Wählt man das normale Auge zum Mafsstabe der übrigen, so ist das kurzsichtige für die Ferne eingestellte Auge dadurch charakterisiert, dafs parallele Lichtstrahlen vor seiner Netzhaut, das überweitsichtige, nicht akkommodierte, dadurch, dafs parallele Lichtstrahlen hinter seiner Netzhaut zum Bilde vereinigt werden, Brechungseigentümlichkeiten, welche im ersteren Falle dadurch verursacht werden, dafs entweder die brechenden Medien eine zu grofse dioptrische Kraft besitzen, oder dafs bei normalem Brechungsvermögen die Netzhaut durch eine zu weite Distanz vom hinteren Knotenpunkt getrennt ist, im zweiten Falle natürlich dadurch, dafs die gerade entgegengesetzten physikalischen oder anatomischen Bedingungen bestehen. Dem normalen Auge sind demnach zwei Arten abnormer gegenüber zu stellen, deren abweichendes Verhalten auf Anomalien der Brechung, auf Refraktionsanomalien, beruht. Eine dritte, hier noch zu erörternde Art wird durch Fehler der Akkommodation, Akkommo-

dationsanomalien, bedingt und kennzeichnet sich durch einen im Verhältnis zum normalen Auge verringerten Umfang des Akkommodationsvermögens, durch eine Verkleinerung der Akkommodationsbreite. Um für die letztere ein präzises Maſs zu gewinnen, hat man folgenden Weg eingeschlagen. Alle Akkommodation kommt darauf hinaus, das im unthätigen Zustande für die Ferne eingerichtete Auge für Strahlen einzurichten, welche aus gröſserer Nähe zu demselben gelangen, kurz divergente Strahlen, welche sonst erst hinter der Netzhaut vereinigt werden würden, auf dieser zum Zusammentreffen zu bringen. Dies ist ersichtlicherweise einmal durch Steigerung des dioptrischen Vermögens unsrer Augen zu erreichen möglich, muſs aber anderseits, da letzteres im wesentlichen demjenigen einer Sammellinse gleicht, sich auch dadurch nachahmen lassen, daſs man dem ruhenden, nicht akkommodierten Auge eine Konvexlinse vorsetzt, deren Krümmung stark genug ist, um die aus dem vorher bestimmten Nahepunkte des geprüften Auges kommenden divergenten Strahlen, welche ohne Einschaltung der Glaslinse nur im willkürlich akkommodierten Auge ein scharfes Bild auf der Netzhaut entwerfen würden, auch auf der percipierenden Fläche des ruhenden zum Schneiden zu bringen. Zwischen dem Brechungsvermögen dieser Linse, welches bekanntlich durch den reciproken Wert ihrer Brennweite ausgedrückt werden kann, und den beiden Grenzpunkten der willkürlichen Akkommodation, Fern- und Nahepunkt, existiert nun aber eine sehr einfache Relation, welche durch die Gleichung $\frac{1}{P} - \frac{1}{R} = \frac{1}{A}$ ausgedrückt wird, worin P den Abstand des Nahepunktes, R denjenigen des Fernpunktes, A die Brennweite der Linse, zugleich die gesuchte Akkommodationsbreite bedeutet. Im normalen Auge, wo $R = \infty$, $P = 10$ cm (4 Zoll) ist, wird $A = {}^1/_{10}$ ($^1/_4$), ebenso groſs aber auch in einem kurzsichtigen Auge, dessen Fernpunkt R in 30 cm (12 Zoll), und dessen Nahepunkt P in 7,5 cm (3 Zoll) Abstand liegt, und ebenso groſs endlich in einem überweitsichtigen, dessen $R = 15$ cm (6 Zoll), und dessen $P = 30$ cm (12 Zoll) beträgt; überall, wo dieser Wert durch Anwachsen von P, d. h. durch Abrücken des Nahepunktes vom vorderen Knotenpunkte des Auges kleiner wird, haben wir ein Auge mit verringerter Akkommodationsbreite, ein weitsichtiges Auge vor uns, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, daſs dasselbe wegen bestehender Refraktionsanomalien auſserdem noch kurzsichtig oder überweitsichtig sein kann.

Donders[1], dessen klassische Arbeiten zuerst die Notwendigkeit, Refraktions- und Akkommodationsanomalien strenge voneinan-

---

[1] Donders, *Arch. f. Ophthalm.* 1858. Bd. IV. Abth. 1. p. 301, Bd. VI. Abth. 1. 1860. p. 62, u. Abth. 2. p. 210, Bd. VII. Abth. 1. 1861. p. 155: *Astigmatismus.* Berlin 1862; *Verslag van het nederlandsch gasthuis voor ooglijders.* 1863. No. 4. p. 105. — A Fick, *Medicin. Physik.* I. Aufl. Braunschweig 1856. p. 306, u. *Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane.* Lahr 1864. p. 233.

der zu scheiden, dargethan haben, und dem wir ferner die prinzipiell freilich schon von A. FICK gegebene Definition der Akkommodationsbreite in obiger Form verdanken, ist es auch, welcher für die verschiedenen Augenkategorien passende, heutzutage allgemein adoptierte Benennungen eingeführt hat. Nach seinem Vorgange pflegt man das normale Auge als emmetropisch, alle andern irgendwie abweichenden als ametropisch zu bezeichnen, das kurzsichtige myopisch oder brachymetropisch, das überweitsichtige hypermetropisch, das weitsichtige presbyopisch zu heifsen.

Die ursächlichen Momente, welche die Entstehung bald dieser, bald jener Art von Ametropie bewirken, sind meist pathologischer Natur und müssen also in den Lehrbüchern der Ophthalmologie eingesehen werden. Nur eine derselben trägt einen offenbar physiologischen Charakter an sich, insofern sie mit einem als physiologisch zu bezeichnenden Vorgange, der Alterszunahme, in direkter Beziehung steht; mit wachsendem Alter rückt der Nahepunkt des Auges regelmäfsig in weitere Entfernung, das Auge wird presbyopisch. Wie DONDERS[1] durch genaue Beobachtungen festgestellt hat, beginnt die Abnahme der Akkommodationsbreite schon früh, mit dem zehnten Lebensjahre, um in vorgerücktem Alter mit gleichmäfsigem Abfall ein Minimum oder gar den Nullwert zu erreichen. Die Presbyopie ist demnach ein offenbar auf normalen Lebensprozessen beruhender Entwickelungszustand, eine Alterserscheinung, zum wesentlichen Teile wohl dadurch bedingt, dafs gewisse brechende Flächen im Augeninnern, von welchen wir das Akkommodationsvermögen in letzter Instanz abhängig finden werden, infolge allmählich zunehmender Starrheit ihres Bildungsmaterials an Nachgiebigkeit verlieren. Bezüglich der Mittel, welche eine bestehende Refraktions- oder Akkommodationsanomalie zu beseitigen vermögen, müssen wir abermals auf die Lehrbücher der Ophthalmologie verweisen. Hier erwähnen wir nur in Kürze, dafs es sich gewöhnlich nicht um eine Heilung, sondern um eine Korrektion der vorhandenen Anomalie handelt, und dafs man zu letzterem Zweck Konkav- oder Konvexlinsen, Brillen, verwendet, welche vor dem ametropischen Auge angebracht werden, und deren Wirkung auf folgenden optischen Thatsachen beruht. Bei Kurzsichtigkeit fällt das Bild aller Objekte, welche jenseits des zu nahe an das Auge gerückten Fernpunktes liegen, vor die Netzhaut. Um den Vereinigungspunkt solcher im Auge zu stark konvergierender Strahlenbüschel auf die Netzhaut selbst zu bringen, hält man vor das Auge eine Konkavlinse, welche nach bekannten dioptrischen Gesetzen divergierende Strahlen bei ihrem Durchgange so ablenkt, dafs sie diesseits der Linse stärker divergierend weiter

---

[1] DONDERS u. MAC-GILLAVRY, *Onderzoek. over de hoegrootheid der accommodatie.* Dissertation. Utrecht 1858; *Arch. f. d. holländ. Beitr. zur Natur- u. Heilk.* 1863. III. p. 327, u. POGGENDORFFs *Annalen.* 1863. Bd. CXX. p. 452; *Die Anomalien der Refraktion und Accommodation.* Deutsch v. O. BECKER. Wien 1866; *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1875. XIII. p. 474.

gehen, als ob sie von einem der Linse näher als das wirkliche Objekt gelegenen Punkt herrührten. Strahlen von stärkerer Divergenz werden aber notwendig im Auge eine geringere Konvergenz annehmen als solche von schwächerer, und ihren Vereinigungspunkt bei passend gewählter Linsenkrümmung gerade in der Ebene der Netzhaut finden. Bei Presbyopie dagegen fällt das Bild aller diesseits des zu weit abstehenden Nahepunktes liegenden Objekte hinter die Retina, weil die Strahlen im Auge zu wenig konvergieren. Eine vor das Auge gebrachte Sammellinse von passender Krümmung gibt daher das geeignete Mittel ab die Konvergenz des intraokularen Strahlenbüschels zu steigern und den Vereinigungspunkt desselben in die Netzhaut zu rücken.

§ 115.

Der Akkommodationsmechanismus. Wir wenden uns nun zu der Frage, worin die Veränderung im Auge besteht, infolge deren der Brennpunkt desselben nach vorn gerückt, das Auge also für die Nähe akkommodiert, und durch welche Mittel diese Veränderung hervorgebracht wird. Das Verdienst, die Wege der Untersuchung hier gebahnt und an Stelle der älteren teils unerwiesenen teils entschieden falschen Hypothesen thatsächliche Daten geliefert zu haben, welche über die wirkliche Natur und den Ort der Akkommodationsänderung im Auge keinen Zweifel übrig ließen, gebührt Cramer und Helmholtz; und wenn auch noch hinsichtlich der Mittel, durch welche die letztere zustande kommt, keine ganz befriedigende Übereinstimmung herrscht, als festgestellt dürfen wir annehmen, daſs bei der Akkommodation des Auges für die Nähe die Krümmungshalbmesser der Linsenflächen, insbesondere derjenige der vorderen Linsenfläche, sich verkleinern, und daſs sich der Querdurchmesser der Linse von hinten nach vorn verlängert, die Dicke derselben also zunimmt.

Wir können den Akkommodationshypothesen der früheren Zeit hier nur eine kurze Betrachtung widmen. Von vornherein sind zwei mögliche Wege der Akkommodation denkbar, entweder eine Lageveränderung des auffangenden Retinaschirmes gegen das dioptrische System, und zwar ein Zurückschieben des ersteren bei der Einrichtung für die Nähe, oder bei unbeweglichem Schirm eine Gestalt- oder Lageveränderung der brechenden Apparate. Da die Retina für sich allein nicht verschiebbar ist, so wäre ein Vor- und Zurückweichen derselben gegen die Linse nur durch eine Gestaltsänderung des ganzen Augapfels in der Art ausführbar, daſs seitliche Zusammendrückung des Auges eine Verlängerung der Augenachse und dadurch Entfernung der Retina von der Linse, also Akkommodation für die Nähe, bewirke, oder daſs

Zusammendrückung des Augapfels gegen den Hintergrund der Augenhöhle seine Längenachse verkürze, das Auge also für die Ferne akkommodiere, die entgegengesetzte Akkommodation aber auf dem Nachlasse der aktiven Kompression beruhe. Da nun für die willkürlich zu jeder Zeit in jedem beliebigen Grade hervorzurufende Akkommodation nur willkürlich kontrahierbare Muskelgebilde als Werkzeuge vorausgesetzt werden können, so lag der Gedanke nahe, den äufseren Bewegungswerkzeugen des Auges, den vier geraden und zwei schiefen Muskeln, welche den Augapfel umfassen, die Rolle zuzuschreiben, bei ihrer Kontraktion die angenommene Gestaltsänderung desselben hervorzubringen. Man hat sich den Mechanismus dieser Wirkung der Augenmuskeln auf verschiedene Weise vorgestellt. Nach der einen Ansicht dienen die Muskeln dazu, bei ihrer Kontraktion die Augenachse zu verlängern, das Auge also für die Nähe zu akkommodieren, nach der andren sollen sie das Gegenteil, die Verkürzung der Augenachse, bewirken, das Auge also für die Ferne einrichten. Den ersten Vorgang dachte man sich entweder so, dafs die vier geraden Muskeln, welche, von vier Seiten her dem Bulbus anliegend, bogenförmig von hinten um ihn herumgreifen und an seine vordere Hälfte sich inserieren, bei gleichzeitiger Kontraktion sich gerade strecken und dabei eine seitliche Kompression auf den Bulbus ausüben, durch welche der Querdurchmesser desselben verkürzt, der Längsdurchmesser verlängert werde. Oder man glaubte, dafs die von zwei Seiten her in der Richtung des Äquators den Augapfel umfassenden *musculi obliqui* bei gleichzeitiger Kontraktion einen die Augenachse verlängernden Druck ausübten. Nach einer andren Ansicht sollten die vier geraden Augenmuskeln, welche ihr *punctum fixum* an der hinteren Augenhöhlenwand haben, bei gleichzeitiger Kontraktion den Augapfel nach hinten zu ziehen sich bestreben; da aber das Fettpolster der Augenhöhle unnachgiebig sei und ein Zurückweichen des Bulbus nicht gestatte, so sei die Folge der Muskelwirkung eine Zusammendrückung des Bulbus von vorn nach hinten, bei welcher sein Querdurchmesser zu-, sein Längsdurchmesser abnehme. Schon bevor die wirklichen Adaptationsveränderungen ermittelt waren, hatte man die Haltlosigkeit aller dieser Theorien deutlich erkannt. Einmal liefs sich aus mechanischen Gründen jeder der hypothetischen Muskeleffekte anzweifeln, am meisten die Verkürzung der Augenachse auf dem zuletzt genannten Wege. Abgesehen davon, dafs, wie wir oben sahen, eine aktive Akkommodationsveränderung nur für das Nahesehen stattfindet, die in Rede stehende aber für das Fernsehen bestimmt sein müfste, ist nicht erwiesen, dafs das Fettpolster unnachgiebig genug ist, um als fester Stützpunkt für den Augapfel zu dienen, ist ferner nicht einzusehen, wie die Muskeln bei deren Verkürzung die von ihnen beschriebenen Bögen notwendig abgeflacht werden müssen, gerade umgekehrt infolge ihrer eignen Thätigkeit mittelbar eine

stärkere Krümmung ihrer Verlaufsrichtung erfahren sollten, was zu erwarten stände, wenn sie den Querdurchmesser des Bulbus zu vergröſsern vermöchten. Als ein fernerer gewichtiger Einwand gegen jede beliebige Akkommodationswirkung der äuſseren Augenmuskeln ist wohl zu beachten, daſs wir unser Auge in jeder beliebigen Stellung für die Nähe einrichten können, nicht aber bloſs beim Geradaussehen, wobei allein eine gleichzeitige gleichmäſsige Druckwirkung der vier geraden oder der beiden schiefen Muskeln denkbar wäre. Wir werden unten erfahren, daſs die Akkommodation für die Nähe beim gewöhnlichen Sehen mit zwei Augen konstant mit der Thätigkeit von nur zwei äuſseren Augenmuskeln, den *musculi recti interni*, verknüpft ist, indem dieselben beide Augen jedesmal so weit nach innen drehen, daſs beide Augenachsen sich in dem Objekt, für welches das Auge akkommodiert ist, schneiden. Je näher das Objekt, desto stärker die Akkommodationsanstrengung, desto stärker aber auch die ausschlieſsliche Thätigkeit der erwähnten Augenmuskeln. Es ist nun leicht einzusehen, daſs bei starker Einwärtsdrehung des Auges durch Verkürzung des *rectus internus* dieser ebensowenig einen Seitendruck auf den Bulbus ausüben kann, wie der *externus*, welcher erschlafft sein muſs, wenn überhaupt eine Einwärtsdrehung des Auges zustande kommen soll. Analog läſst sich die Unmöglichkeit des Zusammenwirkens der vier geraden Muskeln bei stark nach auſsen gedrehten Augen, wobei unser Akkommodationsvermögen nicht etwa verloren geht, nachweisen, ebenso ferner die Unmöglichkeit der kombinierten Wirkung der *obliqui*. Weiter aber sprechen eine Anzahl pathologischer Erfahrungen gegen jede Beteiligung der Augenmuskeln an der Akkommodation; es sind Fälle beobachtet worden, in welchen bei Lähmung sämtlicher äuſseren Augenmuskeln das Anpassungsvermögen in ungeschwächtem Grade fortbestand, und anderseits Fälle, in welchen trotz vollkommen freier Beweglichkeit der äuſseren Augenmuskeln das Akkommodationsvermögen sehr schwach war oder gänzlich fehlte. Auſser diesen gröſstenteils aprioristischen Gründen gegen die Beziehung der äuſseren Augenmuskeln zur Akkommodation gibt es noch direkte Beweise gegen eine solche. Wenn die Augenmuskeln durch Druck auf den Bulbus in irgend welcher Weise dessen Form veränderten, so müſste sich die Form, d. h. die Krümmung, der Hornhaut mit verändern; eine solche Veränderung tritt aber entschieden nicht ein während der Akkommodation für die Nähe. Umgekehrt hat Helmholtz[1] mittels des Ophthalmometers erwiesen, daſs jede Vermehrung des hydrostatischen Druckes im Auge, welche also auch bei jener hypothetischen Akkommodationsthätigkeit der äuſseren Augenmuskeln eintreten müſste, wirklich eine Formveränderung, und zwar eine Abflachung der Hornhaut hervorbringt.

[1] Helmholtz, a. a. O. p. 116. — Schelske, *Arch. f. Ophthalm.* 1864. Bd. X. 2. Abth. p. 1.

Endlich hat TH. YOUNG durch einen sehr sinnreichen Versuch gezeigt, dafs nicht die geringste Verlängerung der Augenachse beim Nahesehen erfolgt. Bei starker Einwärtsdrehung seines Bulbus und Fixierung desselben mittels eines auf die *conjunctiva bulbi* aufgelegten glatten Schlüsselrings gelang es ihm durch einen nahe beim hinteren Augenpol angebrachten Druck die Stelle des schärfsten Sehens mechanisch zu erregen und eine Druckfigur hervorzurufen, welche einer scharfen Beobachtung zugänglich war. Akkommodierte er sich alsdann für einen sehr nahe gelegenen Gegenstand, so erlitt die entoptische Erscheinung keine Gröfsenschwankung, während sie an Umfang hätte zunehmen müssen, wenn die akkommodative Thätigkeit auf einem Zurückweichen des Augenhintergrundes beruhte, letzteren im vorliegenden Falle also mit verstärktem Druck gegen den pressenden Gegenstand getrieben hätte.

Die schon oben angedeutete Thatsache, dafs ein bestimmter Akkommodationszustand mit einer bestimmten Augenstellung, d. h. mit einer bestimmten Thätigkeit der äufseren Augenmuskeln, verbunden ist, Veränderungen der einen demnach von solchen des andren gefolgt zu sein pflegen und umgekehrt, hat gleichfalls ehedem zu der Ansicht verleitet, dafs Augenstellung und Akkommodation nicht allein in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis zueinander ständen, sondern auch aus der Thätigkeit eines beide Bewegungsvorgänge gemeinsam bedingenden, in den äufseren Augenmuskeln gegebenen Muskelapparats hervorgingen, jedoch, wie mehrfach[1] dargelegt worden ist, ganz unberechtigterweise. J. MUELLER wies zuerst nach, dafs ein bestimmter Akkommodationszustand nicht immer und nicht notwendig mit einer bestimmten Augenstellung, mit Konvergenz der Augenachsen in dem fixierten Punkte, verknüpft zu sein brauche; er fand, dafs, wenn man mit einem Auge nach dem Monde sieht und dann das andre geschlossene öffnet, die Augenachsen anfangs nicht im Monde konvergieren, sondern dafs ein Doppelbild desselben gesehen wird. VOLKMANN bestätigte dies Ergebnis auch für nahe gelegene Gegenstände, ebenso RUETE. DONDERS zeigte, dafs, wenn man mit einem Auge frei, mit dem andren dagegen durch die grofse Öffnung einer konischen, am zugespitzten Ende mit einer feinen Öffnung versehenen Papierdüte nach einer Druckschrift blickt, die Augenachsen ebenfalls nicht in denselben Buchstaben sich schneiden und selbst bei Anstrengung unsers Willens nicht zur Konvergenz in ihnen gebracht werden können, obwohl beide Augen für die Entfernung des Buches akkommodiert sind. Eine grofse Reihe gleichartiger Versuche hat CZERMAK angestellt, und sowohl die gesetzmäfsigen Bedingungen, unter welchen, als auch die Grenzen festzusetzen gesucht, innerhalb deren bei un-

[1] J. MUELLER, *Handb. d. Physiol.* Bd. II. p. 336. — VOLKMANN, a. a. O. p. 308. — RUETE, *Lehrb. d. Ophthalmologie.* p. 103. — DONDERS, *Nederl. Lancet.* II. Ser. 2. Jahrg. p. 156. — CZERMAK, *Physiol. Stud.* p. 1; *Gesammelte Schriften.* Leipzig 1879. Bd. I. Abth. 1. p. 243.

verändertem Akkommodationszustand die Sehachsen vor oder hinter dem Akkommodationspunkt zur Kreuzung gebracht werden können. Volkmann schliefst aus diesen Versuchsresultaten, dafs das innige Abhängigkeitsverhältnis zwischen Augenstellung und Akkommodation nur ein durch Übung erworbenes sei, indem jene möglichen Abweichungen beweisen, dafs zwei verschiedene Bewegungsapparate vorhanden sein müssen, von denen der eine die Akkommodation, der andre die Augenstellung reguliert, beide aber einer gesonderten Thätigkeit fähig sind. Aufserdem folgert Volkmann aus seinen Messungen über die Schnelligkeit der Augenbewegungen im Vergleich mit derjenigen der Akkommodation, dafs die Muskulatur, durch welche diese von statten gehe, durch ein trägeres Kontraktionsvermögen gekennzeichnet sei als die offenbar verschiedengeartete, von welcher der bekanntlich sehr rasche Wechsel der Bulbuslage bewerkstelligt werde. Czermak und Hering[1], welche das Vorhandensein zweier getrennter Bewegungsapparate für beide Vorgänge zugeben, weichen nur darin von Volkmann ab, dafs sie die Association derselben nicht als eine angewöhnte, sondern als eine durch organischen Zusammenhang der nervösen Bewegungscentra bedingte, kurz als eine angeborene angesehen wissen wollen. Gleichviel aber, welche inneren Gründe die von sämtlichen Autoren zugestandenen thatsächlichen Verhältnisse auch haben mögen, dieselben beweisen unter allen Umständen, dafs die äufseren Augenmuskeln bei der Akkommodation unbeteiligt sind, ja die von Volkmann richtig erkannten zeitlichen Differenzen der Akkommodations- und der Bulbusbewegungen würden sogar dann die Annahme eines einzigen, beide Aktionen gemeinsam vollziehenden Muskelapparats ausschliefsen, wenn die Association derselben wirklich unlösbar und unveränderlich wäre, was nach dem früher Gesagten eben nicht der Fall ist.

Beruht also die Akkommodation nicht auf einer allgemeinen Formveränderung des Bulbus, und, da bei Betrachtung geradeaus und seitlich liegender Objekte sehr verschiedene Kombinationen von Muskelwirkungen die Kreuzung der Augenachsen hervorbringen, auch nicht auf der die Augenstellung regulierenden Muskelaktion, so bleiben nur noch Form- und Lageveränderungen der brechenden Apparate zu ihrer Erklärung übrig. Solche können aber in dreifacher Richtung gesucht werden, entweder in einer Veränderung der Hornhautkrümmung, oder einem abwechselnden Vor- und Zurückrücken der Linse, oder endlich einer Formveränderung der Linse. Was das erstere Mittel, die Veränderung der Hornhautkrümmung betrifft, so käme hier nur eine Zunahme derselben in Betracht, durch welche der hintere Vereinigungspunkt der einfallenden Strahlen der Hornhaut näher gerückt, das Auge also für die

[1] E. Hering, *Die Lehre vom binocularen Sehen*. Leipzig 1868. p. 142. — Czermak, a. a. O.

Nähe akkommodiert werden würde. Diese Annahme ist in früherer Zeit in der That von verschiedenen Autoren gemacht und die vermutete Vorwölbung des Hornhautscheitels beim Nahesehen vermeintlich sogar direkt beobachtet worden (HOME). Aber, ungerechnet den Umstand, daſs kein Apparat vorhanden und denkbar ist, welcher die Form der Hornhaut allein veränderte, ein Konvexerwerden derselben vielmehr nur unter Verlängerung der Augenachse durch seitliche Kompression des Bulbus möglich wäre, so ist auch erstens das angebliche Vorrücken des Hornhautscheitels teils aus Schwankungen der Kopfhaltung, teils aus einem Vorrücken des ganzen Augapfels erklärt worden, zweitens von TH. YOUNG, SENFF, CRAMER und am genauesten von HELMHOLTZ (mittels des Ophthalmometers)[1] durch direkte sorgfältige Messungen des Spiegelbildes der Cornea beim Nahe- und Fernsehen der entscheidende Beweis geliefert worden, daſs keine zur Erklärung der Akkommodation verwendbare Änderung des Krümmungshalbmessers der Hornhaut stattfindet.

Was die Kristalllinse betrifft, so hatte unter allen Adaptationshypothesen bis auf die neueste Zeit die Ansicht am meisten Geltung erlangt, daſs die Akkommodation durch eine Lageveränderung, und zwar durch ein Vorrücken der Linse beim Nahesehen zustande gebracht werde.[2] Ein thatsächlicher sicherer Beweis für das Eintreten einer Linsenverschiebung nach vorn ist jedoch nie geliefert worden; die einzige direkte, aber, wie wir bald sehen werden, nicht eindeutige Beobachtung, welche dafür angeführt wurde, ist die von HUECK, daſs man bei Betrachtung des Auges einer Person im Profil bei der Akkommodation desselben für die Nähe die Iris sich nach vorn drängen, sich stärker in die vordere Augenkammer vorwölben sehe. VOLKMANN will dieses Phänomen nur bei HUECKS Augen, bei keiner andren Person wahrgenommen haben; wir werden indessen sogleich sehen, daſs dieses Vortreten der Iris allerdings mit Bestimmtheit während des Nahesehens eintritt, aber von einer Form-, nicht von einer Lageveränderung der ganzen Linse herrührt. Sollte übrigens der faktische Umfang der Akkommodation durch eine Linsenverschiebung allein erklärt werden, so müſste, wie sich leicht berechnen läſst, eine ziemlich beträchtliche Amplitude der Verschiebung angenommen werden. HUECK schlug dieselbe zu 0,7—1,7 mm an. LISTING[3], welcher die Akkommodation gleichzeitig auf Zurückweichen der Netzhaut und Vorrücken der Linse zurückzuführen versuchte, berechnete die Gröſse der Netzhautverschiebung zu 2,49 mm, die der Linsenverschiebung zu 1,5 mm. Die Erklärung so beträchtlicher Verschiebungen, die Auffindung eines dazu geeigneten Mechanismus, bot groſse Schwierigkeiten; es

[1] Vgl. YOUNG, *Philosoph. Transact.* for the year 1801. Part. I. p. 55. — SENFF in R. WAGNERS *Hdwörterb.* Art. *Sehen* v. VOLKMANN. Bd. III. 1. p. 303. — CRAMER, *Naturk. Verhandl. van de Holland. Maatschappij der Wetensch. te Haarlem.* 1853. VIII. — HELMHOLTZ, a. a. O. p. 120.

[2] Litteratur s. b. HELMHOLTZ, a. a. O. p. 120.

[3] LISTING, a. a. O. p. 498.

r schwer zu sagen, wohin das imkompressible Kammerwasser so
ch entweichen, welche Kräfte die Ortsveränderung trotz der grofsen
iderstände bewerkstelligen sollten. Da die fragliche Verschiebung
r in Wirklichkeit nicht stattfindet, so kann die spezielle Dar-
ung und Kritik der zum Teil sehr komplizierten Hypothesen
r den Bewegungsapparat der Linse unterbleiben. Begreiflicherweise
en nur zwei Muskelsysteme einigermafsen brauchbare Anknüpfungs-
kte für dieselben dar, die Muskelfasern der Iris und der *tensor
rioideae*. Beide sind einzeln oder vereinigt zu Erklärungen ver-
ndet worden. Das Ausweichen des Kammerwassers sollte ent-
der durch Abflufs in den vorderen FONTANAschen Kanal (HUECK),
r durch Entleerung der Blutgefäfse des vor der Linse liegenden
ls des *corpus ciliare* (LUDWIG) möglich werden.[1] Einige der in
de stehenden Hypothesen über den Verschiebungsmechanismus
Linse nähern sich oder fallen fast zusammen mit denjenigen
eorien, welche später zur Erklärung der wirklichen Akkommodations-
änderung, d. h. der Formveränderung der Linse, aufgestellt
rden, so namentlich die Hypothese von STELLWAG VON CARION[2],
lcher jedoch neben der Verschiebung der Linse eine stärkere
ölbung ihrer Vorderfläche beim Nahesehen annahm.

Schliefslich haben wir flüchtig noch eine Ansicht älterer Zeit
er den Akkommodationsmechanismus zu berühren, die Ansicht,
s die Bewegung der Pupille allein, ihre Verengerung beim
hesehen, ihre Erweiterung beim Fernsehen, die Adaptation be-
rke. Es fufst diese Hypothese auf der zuerst von SCHEINER
nstatierten Thatsache, dafs bei Betrachtung naher Objekte die
pille eng, bei Betrachtung ferner weit wird. Wie die Pupillen-
rengerung die Akkommodation zustande bringen sollte, war von
iemand in irgend haltbarer Weise erklärt worden; dafs die Zer-
reuungskreise zu naher Objekte etwas verkleinert werden, wenn der
nwärtsrückende Pupillenrand den peripherischen Teil des Strahlen-
gels abschneidet, ist klar, aber eben so leicht zu zeigen, dafs diese
schneidung der Zerstreuungkreise durchaus nicht zur scharfen
ahrnehmung naher Objekte ausreicht. Man braucht eben nur
n Kartenblatt mit einem feinem Stichloche zu versehen, welches
ger als die Pupille ist, und durch dasselbe hindurchzublicken, um
ch zu überzeugen, dafs man auch dann noch beim Fernsehen nahe
egenstände undeutlich sieht, und umgekehrt.[3] Aufserdem ist diese
ypothese auch durch interessante direkte Versuche von E. H.
EBER[4] vollständig als irrig erwiesen. WEBER hat gezeigt, dafs
ie Verengerung der Pupille überhaupt nicht mit der Akkommodations-
ndern mit der beim Betrachten nahe gelegener Gegenstände ein-

[1] LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* I. Aufl. Bd. I. p. 213.
[2] STELLWAG v. CARION, *Wien. Zeitschr. f. Ärzte.* 1850. Bd. VI. No. 3 u. 4.
[3] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 119.
[4] E. H. WEBER, *Summa doctrinae de motu irid.* Gratulationsprogramm. Leipzig 1851. p. 11.
... anat. et phys. Fasc. III. p. 89.

tretenden Konvergenzbewegung der Bulbi associiert, mithin von dem ersteren Bewegungsvorgange ganz unabhängig ist. Die Pupille verengert sich nämlich trotz Vornahme der Akkommodation unsers Auges für die Nähe gar nicht, wenn die Konvergenz der Augenachsen unverändert bleibt, oder auch nur das Bestreben, sie zu verändern, fehlt, wohingegen die Pupillenweite ungeachtet konstant erhaltenen Akkommodationszustandes jedesmal in der oben bezeichneten Weise wechselt, jenachdem die Konvergenz der Augenstellung zu- oder abnimmt.

So unsicher, wie aus dem bisher Gesagten sich ergibt, stand die Frage nach dem Wesen des Akkommodationsvorganges und seines Mechanismus, als ein schon von M. LANGENBECK angestellter Versuch gleichzeitig von CRAMER und von HELMHOLTZ[1] wiederholt wurde und beide zu der Erkenntnis führte, daſs bei der Akkommodation des Auges für die Nähe eine Formveränderung der Linse, und zwar eine Vermehrung der Krümmung ihrer Vorderfläche, ohne Verschiebung der ganzen Linse eintritt, während sich beim Fernsehen die natürliche Krümmung durch die Elastizität der durch Druck konvexer gemachten Linse wiederherstellt, in dem Maſse, als die aktive Druckwirkung nachläſst.

CRAMER hat die beschriebene Formveränderung der Linse mit Hilfe des sogenannten PURKINJE-SANSONschen Versuches, durch genaue Beobachtung der oben besprochenen Spiegelbilder einer Flamme an den Brechungsflächen des Auges, erwiesen. Mit einem besonderen Instrument, dem Ophthalmoskop, betrachtete er diese Flammenbilder bei zehn- bis zwanzigfacher Vergröſserung, während das beobachtete Auge bei unveränderter Richtung seiner Achse sich abwechselnd für einen nahen Punkt und für einen möglichst entfernten akkommodierte. Es zeigte sich, daſs bei diesem Wechsel der Akkommodation das von der vorderen Hornhautfläche a und das von der hinteren Linsenfläche gespiegelte verkehrte Bild c unverändert ihre Stellung, Form und Gröſse beibehielten, das hinterste (zwischen a und c erscheinende), schwächste, von der vorderen Linsenfläche herrührende Bild b dagegen seine Lage, Gröſse und Helligkeit in folgender Weise änderte.

Sieht man unter bestimmter Richtung und bei bestimmter Stellung der Lichtflamme gegen das Auge, so zeigen, während dasselbe für die Ferne akkommodiert ist, die drei Flammenbilder die in Fig. 130 gezeichnete Lage. Am linken Rand der Pupille bemerkt man das Bild a der vorderen Hornhautfläche, am rechten das verkehrte der hinteren Linsenfläche c, ziemlich in der Mitte, als Zerstreuungskreis (weil es nicht im Focus des auf c eingestellten Mikroskopes liegt) das matte Bild b der vorderen Linsenfläche. Akkommodiert

---

[1] M. LANGENBECK, *Klin. Beiträge.* Göttingen 1849. — CRAMER, *Naturk. Verhdl. van de Holland. Maatschappij der Wetensch. te Haarlem.* 1853. VIII; vorläufige Notizen in *Tydschr. d. Maatschappij voor Geneesk.* 1851. Bd. XI. p. 115; *Nederl. Lancet.* II. Ser. Bd. I. p. 529. — HELMHOLTZ, *Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss.* Febr. 1853. p. 137; *Arch. f. Ophthalm.* 1853. Bd. I. Abth. 2. p. 1. u. *Handb. d. physiol. Optik. etc.* p. 103 u. 121.

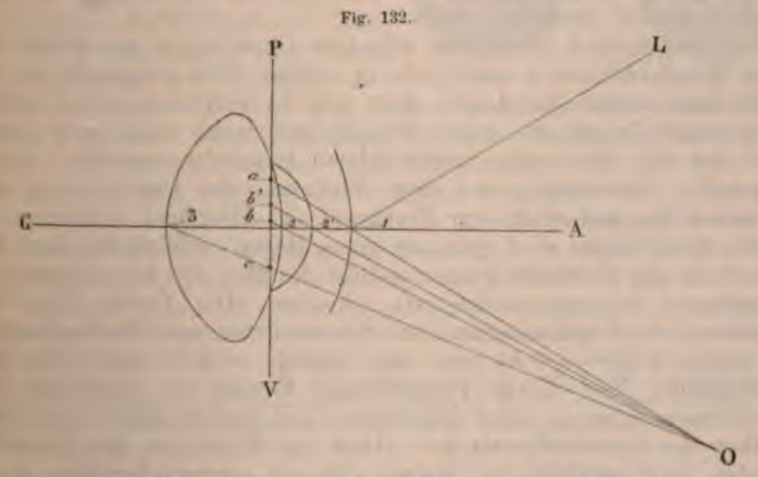
sich nun das Auge für die Nähe, so rückt jedesmal *b*, während es zugleich kleiner und heller wird, näher an das vordere Hornhautbild *a* heran, wie es in Fig. 131 in *b'* gezeichnet ist. Diese Lageveränderung von *b* bedeutet, daſs eine Lageveränderung der Fläche, von welcher *b* reflektiert ist, stattgefunden hat, während das Kleiner- und Hellerwerden des Bildes *b* zugleich eine Verkleinerung des Krümmungshalbmessers der nämlichen Fläche beweist, die unveränderte Lage und Gröſse von *c* aber die unveränderte Lage und Gestalt der hinteren Linsenfläche nach CRAMER ergeben würde. Die Notwendigkeit dieser Schlüsse hat DONDERS[1] sehr klar an der beigefügten Fig. 132 entwickelt.

Fig. 130. Fig. 131.



Ist *L* die Lichtquelle, so werden die in 1 auf die vordere Hornhautfläche treffenden Strahlen, unter gleichem Winkel mit dem Einfallslot (der Sehachse) *G A* reflektiert, als 1 *O* das Auge *O* des

Fig. 132.



Beobachters erreichen, dieser sieht daher das Hornhautbild von *L* in der Richtung *O* 1 auf die Ebene der Pupille *P V* projiziert in *a*.

[1] DONDERS, *Onderzoek. ged. in het physiol. Laborat. der Utrechtsche hoogesch.* Jaar VI. p. 35.

Ebenso werden die von L ausgehenden, bei 2 die vordere Linsenfläche treffenden Strahlen nach O so reflektiert, daſs O in der Richtung $O\,2$ das Bild in b sieht. Endlich wird nach denselben Gesetzen der Beobachter das Spiegelbild der hinteren Linsenfläche in der Richtung $O\,3$ in c sehen. Es erscheinen also die Spiegelbilder in der Ordnung und Lage, wie in Fig. 130 oben. Rückt nun die Vorderfläche der Linse bei der Akkommodation für die Nähe bei vermehrter Wölbung mit ihrem Scheitel nach $2'$, so muſs notwendig das Spiegelbild dieser Fläche in der Richtung $O\,2'$ in b' gesehen werden; es rückt daher näher an a, wie dies oben Fig. 131 zeigt. Dabei ist nach Donders noch zu berücksichtigen, daſs infolge der Ablenkung der Strahlen durch die Hornhaut die Lageveränderung des Bildchens b notwendig etwas beträchtlicher erscheinen muſs, als sie in Wirklichkeit ist.

In der umfassendsten, exaktesten Weise ist die Formveränderung der Linse durch Helmholtz bestimmt worden. Zunächst hat derselbe eine einfache Methode angegeben das Grundfaktum, das Vorrücken des vorderen Linsenscheitels, an dem Vorrücken des Pupillenrandes leicht zu beobachten und die Gröſse dieser Verschiebung annähernd zu messen. Betrachtet man das Auge einer Person von der Seite und etwas von hinten, so daſs, während dasselbe einen fernen Gegenstand fixiert, die schwarze Pupille nur zur Hälfte vor dem Hornhautrande vorragt, wie in a (Fig. 133) dargestellt ist, so sieht man, sobald das Auge, ohne sich zu verrücken, einen nahen Gegenstand fixiert, die ganze Pupille und wohl auch noch einen Teil des dem Beobachter zugewendeten Irisrandes vortreten, wie b darstellt. Gleichzeitig mit dem Vortreten der Pupille wird der zwischen ihr und einem am Profilrand der Hornhaut erscheinenden schwarzen Streifen $c^1\,c^2$ gelegene graue Bogen (welcher das durch die Brechung der Hornhaut verzerrte Bild des über die Iris vorragenden jenseitigen Scleroticarandes ist) schmäler. Die Gröſse der Verschiebung des Pupillenrandes fand Helmholtz in zwei Beobachtungen an einem Auge = 0,44 mm, am zweiten = 0,36 mm. Ein unbedeutender Teil dieser Verschiebung kommt auf Rechnung der Pupillenverengerung beim Nahesehen, der gröſste rührt vom Vorrücken des Linsenscheitels her. Daſs das Vorrücken des Pupillenrandes nur möglich ist, wenn sich in entsprechendem Grade der äuſsere Irisumfang nach hinten bewegt, versteht sich von selbst, sobald man sich erinnert, daſs die Hornhautform ungeändert bleibt, der *humor aqueus* inkompressibel ist, die Iris aber wenigstens



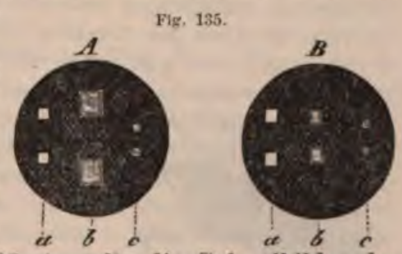
Fig. 33.

hren inneren Randpartien der Linse aufliegt. HELMHOLTZ hat Zurückweichen der Irisperipherie direkt durch einen sinn-n Versuch nachgewiesen, dessen Prinzip folgendes ist. Läfst ganz von der Seite her Licht auf das Auge fallen, so die Iris gröfstenteils beschattet ist, ntsteht auf der dem Lichte gegen-egenden Seite derselben ein ge-nter heller Streifen, eine kaustische , wie sie Fig. 134 auf der Seite *a* llt, wenn das Auge seitliches Licht Richtung des Pfeiles empfängt. Diese nähert sich bei Akkommodation für ähe dem äufsersten Rand der Iris und nt sich davon bei Akkommodation die Ferne. Die Benutzung des INJE-SANSONschen Versuches zur Be-tung der Krümmungsveränderung der vorderen Linsen- hat HELMHOLTZ in der Weise modifiziert, dafs er einer zu spiegelnden Flamme einen Schirm mit zwei inander stehenden Öffnungen, hinter deren jeder sich ein befindet, benutzt. Es hat Methode den grofsen Vor-dafs man die Verkleinerung orderen Linsenbildes bei der mmodation für die Nähe fer beobachten kann, indem seine Aufmerksamkeit statt lie Verkleinerung des einen menbildes auf diejenige des ndes beider richtet. Fig. 135 *A* stellt die Spiegelbilder der n Flammen beim Fernsehen, *B* beim Nahesehen dar. Mit des Ophthalmometers mafs HELMHOLTZ den Abstand der elbilder der vorderen Linsenfläche beim Nah- und Fernsehen berechnete daraus die Änderung des Krümmungshalbmessers. nem Auge nahm derselbe bei der Akkommodation für die Nähe 11,9 auf 8,6 mm ab, im andren von 8,8 auf 5,9 mm.

Fig. 134.



Fig. 135.



m möglichst genaue Werte zu erlangen, was bei der Lichtschwäche der Linsen-seine Schwierigkeiten hatte, stellte HELMHOLTZ durch eine zweite Flamme veränderlicher Gröfse gleichzeitig zwei hellere und schärfere Hornhaut-lbilder her, welche er den dicht neben ihnen zu erblickenden Linsenbildern ig auf Abstand und Gröfse gleich machte und dann anstatt der letzteren für ssung verwertete. Später haben nach einem Vorschlage von HELMHOLTZ, wie früher bemerkt, ROSOW u. a.[1] diesen Umweg durch Anwendung intensiver uellen und zwar von direktem Sonnenlicht entbehrlich gemacht.

[1] ROSOW, *Arch. f. Ophthalm.* 1865. Bd. XI. Abth. 2. p. 129. — STRAWBRIDGE, *Sitzungs-ephthalm. Ges., Klin. Monatsbl.* v. ZEHENDER. Stuttgart 1869. p. 480. — ADAMUECK u. W, *Arch. f. Ophthalm.* 1870. Bd. XVI. Abth. 1. p. 150. — WOINOW, *Ophthalmometrie.* Wien 100. — MANDELSTAMM u. SCHOELER, *Arch. f. Ophthalm.* 1872. Bd. XVI. Abth. 1. p. 155. — ebenda. 1874. Bd. XX. Abth. 1. p. 207.

Ferner fand HELMHOLTZ, dafs auch das Spiegelbild der hinteren Linsenfläche beim Nahesehen etwas kleiner, der scheinbare Ort desselben aber nicht merklich geändert wird; das beweist, dafs die Verkleinerung des Spiegelbildes von einer schwachen Vermehrung der Krümmung der hinteren Fläche herrührt, während der wahre Ort derselben seine Lage nicht verändert. Fassen wir demnach die Akkommodationsveränderungen des Auges bei der Einrichtung für die Nähe noch einmal zusammen, so finden wir: 1. die Pupille verengt sich; 2. der Pupillarrand der Iris bewegt sich nach vorn, ihre Peripherie weicht zurück; 3. die vordere Linsenfläche wölbt sich und ihr Scheitel bewegt sich nach vorn; 4. die hintere Linsenfläche wölbt sich ebenfalls etwas stärker, verändert aber ihren Platz nicht merklich. Die Linse wird also in der Mitte dicker, während sich ihre queren Durchmesser verkürzen. Die Gröfse dieser einzelnen Veränderungen, wie sie HELMHOLTZ bei seinen Messungen fand, reicht hin, den Akkommodationsumfang des Auges zu erklären. Wir fügen als Anhaltepunkt (Fig. 136) die neueste von HELMHOLTZ entworfene

Fig. 136.

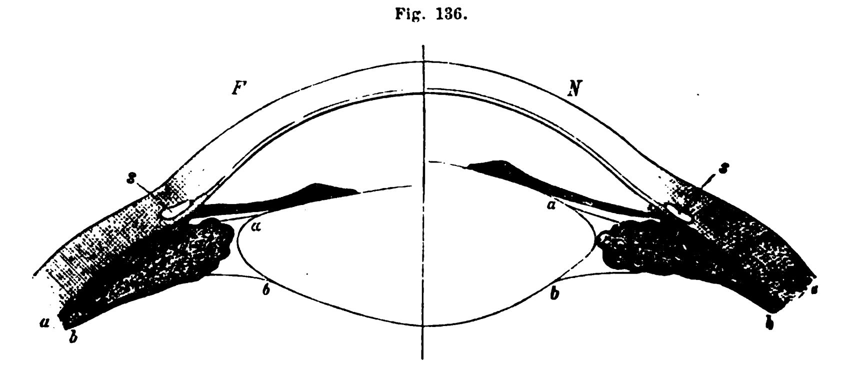


Abbildung bei, welche einen Durchschnitt des vorderen Bulbussegments in der Weise darstellt, dafs die linke mit *F* bezeichnete Hälfte der Figur Form und Lage der Teile desselben beim Fernsehen, die rechte mit *N* bezeichnete die Verhältnisse beim Nahesehen, und zwar in 5maliger Vergröfserung wiedergibt.

So exakt demnach die Akkommodationsveränderung selbst dargethan war, so hat es doch noch eine geraume Zeit gewährt, ehe man sich über den Mechanismus klar zu werden vermochte, welcher die nachgewiesene Formveränderung der Linse hervorbringt. Dafs die Linse selbst kein aktives Kontraktionsvermögen besitzt, wie man früher zum Teil glaubte (TH. YOUNG nannte sie ***musculus crystallinus***), ist längst nicht mehr zweifelhaft. Es bleiben folglich, wenn wir eine Wirksamkeit der äufseren Augenmuskeln aus bereits mitgeteilten Gründen in Abrede stellen müssen, nur zwei Muskel-

apparate in unserm Auge übrig, welche für das Zustandekommen der Akkommodationsbewegung der Linse verantwortlich gemacht werden können, die glatte Muskulatur der Iris und diejenige des Ciliarmuskels. Von der ersteren[1] kann indessen schon darum vollständig abgesehen werden, weil gänzlicher Mangel der Regenbogenhaut das Bestehen eines normalen Akkommodationsvermögens nicht ausschließt (Ruete, v. Graefe, Reuling[2]), und weil experimentelle Untersuchungen von Hensen und Voelckers und ferner von P. Smith[3] gelehrt haben, daß elektrische Reizung der Ciliarnerven oder der vorderen Bulbuspartien auch nach Abtragung der Iris eine Krümmung der Linsenflächen bedingt. Außerdem finden bekanntlich bei jedem Beleuchtungswechsel Irisbewegungen statt, ohne von Akkommodationsveränderungen notwendig begleitet zu werden, und umgekehrt weiß man, daß die einzige sicher mit der Einstellung unsers Auges für die Nähe verknüpfte Irisaktion (s. o.) auch insofern ganz unabhängig davon erfolgt, als dieselbe um ein nennbares Zeitintervall später als diese beginnt.[4] Alle Theorien des Akkommodationsmechanismus, welche der Irismuskulatur eine wesentliche Rolle bei diesem Vorgange zuschreiben, können nach dem Gesagten also wohl für beseitigt und mithin nur diejenigen Theorien noch als diskussionsfähig erachtet werden, welche in dem *tensor chorioideae* den eigentlichen Akkommodationsmuskel erblicken. Unter den letzteren ist nach der experimentellen Bearbeitung, welche die uns beschäftigende Frage durch Hensen und Voelckers[5] gefunden hat, wohl auch schon zu gunsten einer einzigen, und zwar zu gunsten der von Helmholtz aufgestellten entschieden. Dieselbe geht von der Annahme aus, daß die Spannung, in welcher sich die *zonula Zinnii* des lebenden Auges bei Akkommodationsruhe (Adaptation für die Ferne) schon wegen der prallen Ausfüllung des Bulbus durch seine Contenta befinden muß, eine Zugwirkung am Linsenrande ausübt, wodurch die weiche Linsensubstanz zwischen vorderer und hinterer Kapsel zusammengepreßt und das ganze Organ in einer gewissen Abplattung erhalten wird. Für das Bestehen einer solchen Kompression dürfte das von Helmholtz, wie wir oben sahen, konstatierte Dickerwerden der Linse nach dem Tode einen unbestreitbaren Beweis liefern. Die Verknüpfung des Adaptationsvorgangs mit der erwähnten Annahme macht sich aber nach Helmholtz, wie folgt. Wenn sich der *tensor chorioideae*, von welchem zur Zeit, als Helmholtz seine Theorie zum erstenmale aufstellte, übrigens nur die meridionalen Längsfaser-

---

[1] Vgl. Cramer, a. a. O. u. Norton, *Proceedings of the Royal Society of London*. 1872/73. Vol. XXI. p. 423, u. *Brit. med. Journ.* 27. Dez. 1873.

[2] Ruete, *Comment. de irideremia congenita ejusque vi in fac. accomm. ocul.* Programm. Lipsiae 1855. — Reuling, *Americ. Journ. of nat. Sc.* 1875. Bd. CXXXVII. p. 143.

[3] Hensen u. Voelckers, *Experimentaluntersuch. üb. d. Mechanism. d. Accommodation.* Kiel 1868. p. 31. — P. Smith, *Brit. med. Journ.* 6. Dez. 1873.

[4] Donders, *Neerl. Arch. voor Genees- en Naturk.* 1865. II, u. F. Arlt jun., ebenda. 1869. IV. p. 481; *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. Abth. 1. p. 294.

[5] Hensen u. Voelckers, a. a. O. u. *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 1. p. 156.

züge bekannt waren, verkürzt, so nähern sich seine beiden Ansatzpunkte, d. h., es wird einerseits der peripherische Insertionsrand der Iris nach hinten, anderseits das hintere Ende der Zonula nach vorn gezogen, dadurch ihre Spannung vermindert, mithin die Äquatorialfläche der Linse kleiner, ihre Mitte dicker, vordere und hintere Fläche stärker gewölbt. Ob die Iris, hinsichtlich deren HELMHOLTZ mit CRAMER u. a. glaubt, daſs sie einen Druck auf die Linse ausübt, die Wirkung des Ciliarmuskels zu unterstützen vermag, ist höchst zweifelhaft und muſs um so fraglicher erscheinen, als sie jedenfalls nur mit dem Pupillarrande auf der vorderen Kapsel gleitet, keineswegs aber in gröſserer Ausdehnung, wie HELMHOLTZ und CRAMER meinen, der Linsenwölbung aufliegt. Daſs der *tensor chorioideae* thatsächlich den von HELMHOLTZ supponierten Einfluſs auf seine beiden Insertionspunkte besitzt, haben HENSEN und VOELCKERS an Tieraugen (Hund, Katze, Affe) und selbst an frisch herausgeschnittenen Menschenaugen zu konstatieren vermocht. Hatten sie durch die Sclera des unversehrten Bulbus hindurch in die Chorioidea unterhalb der *processus ciliares* feine Nadeln eingesenkt, so sahen sie bei elektrischer Reizung des Scleroticokornealrandes, also des Ursprungsortes des Ciliarmuskels, die freien Enden derselben sich gegen den hinteren Augenpol hin fortbewegen, zum Zeichen, daſs die im Glaskörper steckenden Spitzen in entgegengesetzter Richtung nach vorn gezogen worden waren. Trugen sie anderseits die Cornea im ganzen Umfange ab und schnitten den freien Rand des Bulbusrestes an zwei nahe beieinander gelegenen Punkten leicht ein, so konnten sie bei einem dem früheren entsprechenden Reizungsverfahren regelmäſsig wahrnehmen, daſs die kleinen durch ihre Schnittführung hergestellten Fransen eine kräftige Einwärtsbiegung erlitten. Von beiden hier erwähnten Wirkungen des Ciliarmuskels ist wegen der lockeren Befestigung der Chorioidea auf der Sclera und bei dem starren unnachgiebigen Charakter des vorderen Fixationspunktes an der inneren hinteren Wand des SCHLEMMschen Kanals (s. Fig. 136) die erst bezeichnete zweifellos die wesentlichste und bedeutendste, und wir können von dem Bestehen derselben im normalen Auge umsomehr überzeugt sein, als eine von PURKINJE entdeckte, von CZERMAK[1] zuerst näher interpretierte entoptische Erscheinung, das sogenannte Akkommodationsphosphen, ohne sie schwierig oder gar nicht zu erklären sein dürfte. Die Thatsache, um deren Deutung es sich handelt, besteht in dem Auftreten eines schmalen feurigen Saumes an der Peripherie des Sehfeldes in dem Momente, in welchem man das für die Nähe akkommodierte Auge sich plötzlich wieder für die Ferne einrichten läſst. Die fragliche Erscheinung kann zunächst nur bedingt sein durch

---

[1] CZERMAK, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1858. Bd. V. p. 137, u. *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXVII. p. 78; *Arch. f. Ophthalm.* 1860. Bd. VII. Abth. 1. p. 145. — Vgl. auch HENSEN u. VOELCKERS, *Experimentaluntersuch. üb. d. Mechan. d. Accommodat.* Kiel 1868. p. 27. — BERLIN, *Arch. f. Ophthalm.* 1874. Bd. XX. p. 89.

e Zerrung der peripherischen Retinapartien in der Gegend der *ora rata*; eine solche Zerrung ist aber, wie CZERMAK zuerst betont , durch die HELMHOLTZsche Akkommodationstheorie gefordert. Denn h derselben wird bei der Kontraktion des Tensors die Chorioidea der Netzhaut nach vorn gezogen und die anfänglich erschlaffte nula durch das Zusammenschnellen der Linse wieder gespannt. lischt die Thätigkeit des Muskels nun plötzlich, so kehren alle Teile ihre natürliche Lage zurück; da aber die Linse dem abplattenden ge der Zonula etwas träge nachgibt, so entsteht eine sehr plötzliche tige Spannung der letzteren und dadurch eine momentane Zerrung mit ihr verwachsenen peripherischen Netzhautpartien.

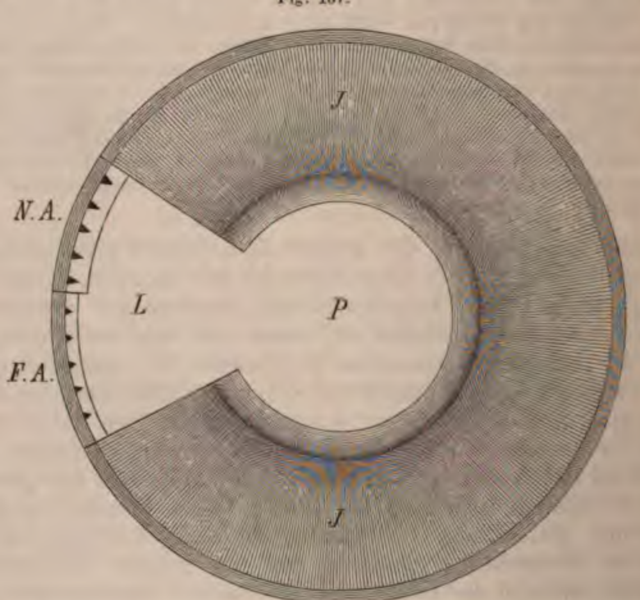
HENSEN und VOELCKERS und endlich BERLIN haben sich der oben ange- rten Anschauung CZERMAKS vollständig angeschlossen. Nur darin weicht der tgenannte Beobachter von seinen Vorgängern ab, daſs er den Ort der Re- zerrung nicht in die Gegend der *ora serrata*, sondern in die Umgebung der *ula lutea* und der *papilla nervi optici* verlegt, wo Chorioidea und Sclera stärksten untereinander verlötet sind. Den Grund zu dieser Abweichung let er in dem Umstande, daſs bei ihm das PURKINJEsche Phosphen in Wirk- keit nicht die Peripherie des Sehfeldes umsäumt, sondern, wie seine Lage- iehung zu fixierten äuſseren Objekten lehrt, einen mehr zentral gelegenen g desselben einnimmt.

Eine Entspannung der *zonula Zinnii* durch eine nach vorwärts ichtete Bewegung der Chorioidea ist nur möglich, wenn die Ver- dung beider Häute hinterwärts vom Ansatze der ersteren an die rdere Linsenkapsel gelegen ist, wenn sich also die Zonula im Zu- nde der Akkommodationsruhe in schräger Richtung von vorn nach nten zwischen Linsenäquator und Ciliarfortsätzen ausspannt. Denn r in diesem Falle wird ein Vorwärtsrücken der letzteren dahin hren, die Fixationspunkte der Zonula gegenseitig zu nähern. Bei der nstellung des Auges für die Nähe würde die Zonula dagegen in einer hezu vertikalen (frontalen) Ebene zu liegen kommen und folglich gen des gleichzeitig erfolgenden Einwärtschnellens des Linsen- ndes der Betrachtung von vorn her eine gröſsere Fläche darbieten üssen als während der Akkommodationsruhe. Ganz entsprechend hat nn auch COCCIUS[1], ohne jedoch darin eine Unterstützung der ELMHOLTZschen Akkommodationstheorie zu erblicken, an menschlichen ugen, denen aus therapeutischen Rücksichten ein Stück Iris aus- schnitten und in denen der Linsenrand nebst den Spitzen der *rocessus ciliares* klar zu übersehen war, mittels eines kleinen Mi- roskops festzustellen vermocht, daſs die Zonula sich bei der Akkom- odation für die Nähe verbreitert. Sehr klar sind die in Rede ehenden Verhältnisse durch die nach COCCIUS entworfene Abbil- ung (Fig. 137) wiedergegeben, worin *P* die Pupille, *I* die Iris, *L* ie Irislücke, *NA* Zonula und Ciliarfortsätze während der Adap- ation für die Nähe, *FA* während der für die Ferne bedeutet.

[1] COCCIUS, *Der Mechanism. d. Accommod. d. menschl. Auges* etc. Leipzig 1868.

Die nachträgliche Entdeckung zirkulärer (äquatorialer) Faserzüge im *tensor chorioideae* durch H. MÜLLER und radialer oder Übergangsfasern durch ARLT, LAMBEL, G. MEYER und IWANOFF[1], welche letzteren Fasern die meridionalen Längs- und die äquatorialen Ringbündel untereinander in Verbindung setzen, ändert an dem Prinzipe der HELMHOLTZschen Akkommodationstheorie nichts. Denn die vereinigte Wirkung der vom SCHLEMMschen Kanal parallel zur Sclera nach hinten ziehenden und quer in den zirkulären Verlauf umbiegenden Muskellamellen kann immer nur eine Annäherung der Gefäßshaut an den Linsenrand und eine Entspannung der *zonula Zinnii* bewirken. Als bemerkenswert mag hier nur hervorgehoben

Fig. 137.



werden, daß die Mengenverhältnisse äquatorialer und meridionaler Faserbündel erheblichen Schwankungen unterliegen, und zwar nach IWANOFF in ganz gesetzmäßsiger Weise mit den Refraktionszuständen der Augen variieren. Myopische Augen gebieten nach ihm über ein viel reichhaltigeres Kontingent der letztern, während in hypermetropischen Augen die erstern überwiegen. Vielleicht beruhen auf dieser Verschiedenartigkeit des Faserbaues die Widersprüche, welche noch in bezug auf die Bewegung der Spitzen der *processus ciliares* während der Akkommodationsthätigkeit bestehen. COCCIUS läßt

[1] IWANOFF, *Handb. d. gesammten Augenheilk.*, herausgegeb. von GRAEFE u. SAEMISCH. Leipzig 1874. Bd. I. Kap. III. p. 265. — ARLT, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 87 (103). — G. MEYER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1865. Bd. XXXIV. p. 380.

selben sich bei der Einstellung des Auges für die Nähe der Seh-
se nähern, O. BECKER von der Sehachse abrücken. Es ist
glich, dafs in den von COCCIUS untersuchten Fällen ein Über-
icht zirkulärer Tensorfasern die Einwärtsbewegung, in den von
BECKER untersuchten ein Übergewicht meridionaler und radialer
Zurückweichen der Ciliarfortsätze nach aufsen bewirkt hat, und
folglich die zwischen beiden Beobachtern schwebenden Diffe-
zen nicht durch Fehler der Beobachtung bedingt sind, sondern
i thatsächlich vorkommenden Eventualitäten entsprechen. Sicherer
fschlufs hierüber wird freilich erst von erneuten Untersuchungen
erwarten sein. Leicht verständlich wegen des komplizierten
ergewirrs des Tensors ist die Angabe DOBROWOLSKYS[1], dafs die
ise bei der Akkommodation nicht in allen Meridianen gleich-
fsig gekrümmt und durch dieselbe also entweder erst astigmatisch
nacht wird oder hinsichtlich eines etwa bestehenden Astigmatismus
difikationen erleidet.

Abweichende Ansichten über die Tensoraktion sind von H. MUELLER und
Coccius aufgestellt worden. Das wesentliche Merkmal, durch welches sie
von der HELMHOLTZschen Theorie unterscheiden, liegt darin, dafs nach
en der Tensor die Linse komprimieren, und dann die stärkere Wölbung
selben bei der Adaptation des Auges für die Nähe aus einer aktiven Druck-
kung von seiten des Muskels, nicht, wie HELMHOLTZ will, aus einer Ent-
elung der Linsenelastizität, resultieren soll. H. MUELLER glaubt nur den von
entdeckten Zirkulärfasern des Tensors eine unmittelbare Rolle bei der Ge-
ltveränderung der Linse zuschreiben zu müssen und läfst dieselben den
nd der Linse im ganzen Umfange seitlich komprimieren. Die meridionalen
ngsfasern sollen erstens durch Anspannung des Chorioidealsacks den Druck
Glaskörper vermehren und dadurch das Ausweichen der hinteren Linsen-
che verhindern, zweitens durch Abspannung der Zonula und Zurückziehen
r Irisperipherie in der von HELMHOLTZ angegebenen Weise wirken. COCCIUS
nkt sich die Wirkung des Tensors in ähnlicher Weise, nur sollen aufser dem bei
ner Kontraktion anschwellenden Muskel auch die infolge von Blutanschoppung
ker gewordenen Ciliarfortsätze auf die Linse pressen. Abgesehen von den
ekten Beweismitteln, welche HENSEN und VOELCKERS für die HELMHOLTZsche
eorie der Tensoraktion beigebracht haben, läfst sich jedoch H. MUELLER
wohl als auch COCCIUS einwenden, dafs eine lokalisierte Wirkung des Ciliar-
skels auf den Linsenrand bei dem anatomischen Lageverhältnis beider Organe
einander kaum zu erwarten ist. Überall durch nachgiebige Membranen und
ssigkeit voneinander getrennt, kann nur durch diese eine Druckwirkung
Tensors auf die Linse übertragen werden, wegen der prallen Anfüllung des
lbus und der gleichmäfsigen allseitigen Druckfortpflanzung in Flüssigkeiten
er wohl schwerlich nur auf einen bestimmten Abschnitt der Linse, ihren
uator, sondern auf den ganzen Umfang derselben. Hierbei würde die Linsen-
ümmung aber nicht verstärkt, sondern abgeflacht werden.[2]

Aufser der Thätigkeit der beiden Muskelapparate, Iris und Ciliarmuskel,
von einigen Seiten an eine Mitwirkung der blutreichen Ciliarfortsätze bei

[1] DOBROWOLSKY, *Arch. f. Ophthalm.* 1868. Bd. XIV. Abth. 3. p. 51. — WOINOW, ebenda.
9 Bd. XV. Abth. 2. p. 167. — Ferner KNAPP, *Arch. f. Ophthalm.* 1862. Bd. VIII. Abth. 2. p. 210,
KAISER, ebenda. 1865. Bd. XI. Abth. 3. p. 186.

[2] Vgl. H. MUELLER, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 1. p. 1, u. *Gesammelte u.
hinterlassene Schriften*, herausgegeb. v. O. BECKER. Leipzig 1872. Bd. I. p. 167. — COCCIUS,
a. O. — KAISER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1868. p. 350.

der Akkommodation durch Änderung ihrer Blutfüllung gedacht worden. L. Fick[1] beobachtete eine durch elektrische Reizung bewirkte Kontraktion der Ciliarfortsätze, durch welche die Blutmasse aus ihnen in die hinter der Linse liegenden Venenräume der Chorioidea geschafft und so ein Druck von hinten her gegen die Linse, deren Rand er als unbeweglich mit der Sclerotica verbunden annimmt, ausgeübt wird. Dieser Druck soll die Linse vorwölben, der Raum dazu in der vorderen Augenkammer durch die Entleerung der Ciliarfortsätze geschaffen werden. Czermak[2] dagegen nimmt umgekehrt eine Überfüllung der Ciliarfortsätze mit Blut bei der Akkommodation und dadurch bewirkte Kompression der Linse vom Rande aus an. Obwohl die Blutfüllung der Ciliarfortsätze sicher nicht ohne Einfluſs auf den Akkommodationsvorgang sein wird, insofern durch sie unfehlbar die Präzision der Tensorwirkung begünstigt werden muſs, dürfte der Nachweis, daſs die akkommodative Veränderung der Linsenkrümmung bei Reizung des Ciliarmukels auch im exstirpierten blutleeren Auge nicht ausbleibt, immerhin genügen, um dem genannten Muskel, nicht den Ciliarfortsätzen, die Hauptrolle bei der Einstellung unsers Auges für verschieden weit entfernte Gegenstände zuzusprechen. Nach andern Vorrichtungen zu suchen, welche unabhängig von der Linse eine Akkommodation unsers Auges bedingen könnten, liegt kein Grund vor, seitdem sich gewisse pathologische Erfahrungen[3], denen zufolge auch nach Entfernung der Linse bei Staaroperationen einige Spuren, ja selbst höhere Grade, von Akkommodationsvermögen übrig bleiben sollten, als irrtümlich herausgestellt haben. Die sorgfältigen Untersuchungen von Donders u. a.[4] haben in dieser Richtung ergeben, daſs bei Fehlen der Linse („Aphakia") nicht die geringste Spur eines Akkommodationsvermögens vorhanden ist, daſs die geringe vermeintliche Akkommodationsbreite, welche z. B. v. Graefe[5] bei Versuchen mit seinem Optometer nach Staaroperationen noch fand, nur in dem Astigmatismus des Auges begründet ist, d. h. in dem Umstand, daſs infolge der Asymmetrie der Hornhaut die Lichtstrahlen jedes leuchtenden Objektpunktes hinter der Cornea sich in einer Linie (Brennstrecke) vereinigen und daher eine Reihe hintereinandergelegener Objektpunkte gleich deutlich erscheinen können ohne Akkommodationsveränderung. Daſs auch Czermaks Akkommodationslinie im eigentlichen Sinne, also die Thatsache, daſs die percipierende Netzhautschicht eine gewisse Tiefe besitzt, nach unserm Dafürhalten in Betracht kommt, geht aus den vorstehenden Erörterungen hervor. Mit diesem allen soll jedoch keineswegs geleugnet werden, daſs ausnahmsweise die äuſseren Augenmuskeln durch Formveränderungen des Bulbus einen geringen Grad von Akkommodation bewerkstelligen könnten.[6] Immer und immer müssen wir aber betonen, daſs ihre Thätigkeit normalerweise nicht in Frage kommt, zumal pathologische Fälle bekannt sind, in welchen bei totaler Lähmung aller äuſseren Augenmuskeln ein vollkommenes Akkommodationsvermögen bestand.[7]

Die Akkommodation des Auges steht unter dem Einflusse des **Willens**, obwohl die Werkzeuge derselben **glatte Muskeln** sind. Der Nerv, welcher die Übertragung des Willensimpulses auf die kontraktilen Elemente des Tensors vermittelt, ist bei Tieren und Menschen höchst wahrscheinlich allein der Oculomotorius. Sicher gilt

---

[1] L. Fick, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 449.
[2] Czermak, *Prager Vierteljahrsschr.* XI. Jahrg. 1854. Bd. III. p. 109.
[3] Vgl. z. B. Foerster, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1872. p. 39.
[4] Donders, *Arch. f. Ophthalm.* 1860. Bd. VII. Abth. 1. p. 155; *Onderzoek. ged. in het physiol. Labor. d. Utrecht. hoogeschool.* 3. reeks. 1872. II. p. 125; *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 1. p. 56. — Coert, *Acad. Proefschr.* Utrecht 1873. — Mannhard, Dissertat. Kiel. — H. Schoeler. *Jahresber. üb. d. Wirksamkeit d.* (früher Everschen) *Augenklin.* Berlin. p. 15 u. ff.
[5] v. Graefe, *Arch. f. Ophthalm.* Bd. II. Abth. 1. p. 188.
[6] Vgl. M. Woinow, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 1. p. 107.
[7] Vgl. A. v. Graefe, *Arch. f. Ophthalm.* Bd. II. Abth. 2. p. 299.

ieser Satz von dem Oculomotorius der Tauben, bei dessen Reizung ine verstärkte Krümmung der Linse durch v. TRAUTVETTER[1] kontatiert worden ist. v. GRAEFE[2] hat allerdings einzelne pathologische 'älle beschrieben, in welchen bei Lähmung aller zu den äufseren ugenmuskeln und der Iris gehenden Äste dieses Nerven ein volltändiges Akkommodationsvermögen fortbestand. Solche Beobachungen lassen jedoch immer die Deutung offen, entweder, dafs Nervenasern, welche für gewöhnlich im Oculomotoriusstamme verlaufen, isweilen auch auf andern Bahnen, z. B. der des Trochlearis, zum uge gelangen können, oder dafs die Lähmungsursache ihren Sitz berhalb der Stelle hatte, an welcher die für den Tensor bestimmten ervenröhren sich den übrigen Oculomotoriusfasern zugesellen. berdies sind seitdem von DONDERS und A. GRAEFE[3] Oculomotoriusähmungen beim Menschen beobachtet worden, welche mit einer kkommodationslähmung verknüpft waren. Der willkürliche Wechsel er Akkommodationsweite, der Übergang aus der Einstellung für die ähe in diejenige für die Ferne und umgekehrt nimmt bestimmte eiten in Anspruch, deren Messung nicht ohne Interesse ist. VOLKIANN[4] hat sich zuerst, indem er feststellte, wie oft er in gegebener eit die Akkommodation zwischen einem nahen und einem fernen unkt wechseln konnte, mit der Lösung dieser Auffassung beschäftigt nd hat aus den gefundenen Zeitwerten geschlossen, dafs die fragliche eränderung des Auges durch die Thätigkeit von Muskelfasern und war organischer (glatter) bewirkt werde. Da hierbei jedoch der egenwärtig mit Bestimmtheit vorauszusetzende Unterschied zwischen der Dauer der aktiven Einrichtung für die Nähe und des passiven für die Ferne keine Berücksichtigung fand, so wurde die Untersuchung noch einmal von AEBY[5] wiederaufgenommen und eine gesonderte Bestimmung der Dauer dieser beiden entgegengesetzten Veränderungen bei verschiedenen Distanzen der beiden Fixationspunkte voneinander und vom Auge nach einer sinnreichen Methode ausgeführt. Es ergab sich erstens, dafs mit der Annäherung des Fixationspunktes an das Auge die Dauer der aktiven Akkommodation zunimmt, mit andern Worten, dafs die gegenseitige Entfernung der beiden Punkte, zwischen welchen das Auge in einer bestimmten Zeit den Akkommodationswechsel ausführen kann, um so kleiner sein mufs, je näher beide Punkte dem Auge liegen. In einer halben Sekunde konnte ein Auge seinen Einstellungspunkt um 160 mm verschieben, wenn der zuerst fixierte Fernpunkt 430 mm vom Auge abstand, dagegen nur um 80 mm, wenn er 270 mm abstand, um 40 mm bei 190 mm Abstand, um 20 bei 150 mm Abstand, um 10 mm bei 130 mm Ab-

[1] v. TRAUTVETTER, *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XII. Abth. 1. p. 96.
[2] v. GRAEFE, *Arch. f. Ophthalm.* Bd. II. Abth. 2. p. 301.
[3] DONDERS, *Refractions- u. Accommodat.-Anomal.* etc. p. 19. — A. GRAEFE, *Klin. Anal. d. Motilitätsstörungen d. Auges.* Berlin 1858. p. 152.
[4] VOLKMANN, a. a. O. p. 309.
[5] AEBY, *Zeitschr. f. rat. Med.* 1861. III. R. Bd. XI. p. 300.

stand und endlich um 5 mm bei 120 mm Abstand. Die in gleichen Zeiten durchlaufenen Strecken bildeten also eine vom Nahe- zum Fernpunkt aufsteigende geometrische Reihe mit dem Quotienten 2. Dasselbe ergab sich für den Übergang vom Nahesehen zum Fernsehen, also die passive Akkommodation, nur dafs, wie schon früher VIERORDT[1] gefunden hatte und unerklärlicherweise von COCCIUS[2] in Abrede gestellt worden ist, hier die für die Veränderung der Akkommodation um bestimmte Strecken nötigen Zeiten beträchtlich kürzer sind, als bei der aktiven Einstellung für die Nähe. Geht man von einer konstanten Lage des fernen Fixationspunktes aus, auf welchem das Auge zuerst eingestellt wird, und rückt den nahen Punkt immer näher ans Auge, so dafs also die Strecken, über welche das Auge den Einstellungspunkt zu verschieben hat, immer wachsen, so wachsen auch die für diesen Wechsel erforderlichen Zeiten. Ging das Auge in AEBYS Versuchen jedesmal von einem Einstellungspunkt von 430 mm Entfernung vom Auge aus, so brauchte es für die Verschiebung desselben um 160 mm 0,84 Sek., um 240 mm 0,763 Sek., um 280 mm 0,854 Sek., um 300 mm 1 Sek., um 315 mm 1,9 Sek. Alle diese Verhältnisse stimmen vollkommen zu der Voraussetzung, dafs die Einrichtung für die Nähe durch die Kontraktion, die für die Ferne durch die Erschlaffung eines Muskelapparates bewerkstelligt wird. Die Adaptationsbewegungen associieren sich leicht mit andern Bewegungen, so, wie schon oben erwähnt wurde, regelmäfsig mit den Kontraktionen derjenigen Augenmuskeln, welche die Konvergenz der Achsen beider Augen nach dem fixierten Objekt bewerkstelligen. Diese Association ist eine so innige, dafs wir nur durch Übung lernen, willkürlich bei starker Konvergenz der Augenachsen für die Ferne, bei geringer Konvergenz oder paralleler Stellung derselben für die Nähe zu akkommodieren. Die Akkommodation kommt drittens unwillkürlich auf dem Wege des Reflexes zustande. WUNDT[3] hat die Herstellungsmodi der Akkommodation einer scharfsinnigen Diskussion unterworfen und ist dabei zu folgenden Ansichten gelangt. Ursprünglich, ehe der Gesichtssinn erzogen ist, regt jede Lichtempfindung reflektorisch den Akkommodationsapparat an; mit Hilfe der Muskelgefühle, welche die Thätigkeit der Akkommodationsmuskeln begleiten, und der allmählich zum Verständnis kommenden Effekte der Akkommodation, d. h. der Veränderung der Deutlichkeit der Objekte, lernen wir den Mechanismus willkürlich beherrschen, und verlernt der Apparat die unwillkürliche Reaktion auf jeden beliebigen Netzhauteindruck. Beim entwickelten Menschen tritt nach WUNDT die unwillkürliche Akkommodation nur noch in drei

---

[1] VIERORDT, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1857. N. F. Bd. I. p. 17.
[2] COCCIUS, a. a. O. p. 152.
[3] WUNDT, *Zeitschr. f. rat. Med.* 1859. III. R. Bd. VII. p. 335.

Fällen ein: 1. wenn im ganzen Sehfeld nur ein einziger Gegenstand vorhanden ist, welcher die Aufmerksamkeit anzieht, dem sich daher das Auge unwillkürlich anpafst. Betrachten wir durch eine Röhre eine gleichförmige weifse Fläche, so tritt keine Akkommodation ein, augenblicklich aber und zwangsmäfsig, wenn auf derselben eine schwarze Linie, deren veränderliche Deutlichkeit den Effekt der reflektorischen Akkommodationsthätigkeit merklich macht, vorhanden ist; 2. wenn wir plötzlich die verschlossenen Augen öffnen und vor dieselben ein Sehfeld mit verschieden entfernten Objekten tritt; wir akkommodieren dann unwillkürlich auf das Objekt, welches seiner Lichtstärke und Entfernung nach die deutlichste Wahrnehmung gestattet; erst wenn diese unwillkürliche Akkommodation vollendet ist, können wir willkürlich auf jedes Objekt des Sehfeldes das Auge adaptieren; 3. wenn unsre Aufmerksamkeit von den Eindrücken des Gesichtssinns ganz abgezogen ist (also beim Versunkensein in Gedanken, oder in Gehörseindrücke u. s. w.).

Schliefslich haben wir noch zu erwähnen, dafs das Anstrengungsgefühl, welches mit der Akkommodationsthätigkeit verknüpft ist, unsre Vorstellungen über den Abstand der gegebenen Objekte von unserm Auge beeinflufst. Einem emmetropischen Auge, welches aus gewisser Entfernung auf ein aus blauen oder gelben Streifen zusammengesetztes Tapetenmuster blickt, scheinen die letzteren in einer Ebene vor den ersteren zu liegen (Donders)[1], weil bei der geringeren Brechbarkeit der gelben Lichtstrahlen eine stärkere Linsenkrümmung, d. h. also eine kräftigere Tensoraktion, erfordert wird, um dieselben zu einem scharfen Bilde auf der Retina zu vereinigen, als bei der stärkeren der blauen Strahlen. Aus dem gleichen Grunde werden wir leicht zu dem Glauben veranlafst, dafs auf Gemälden, in welchen rote oder gelbe Farben neben blauen liegen, die roten und gelben über das Niveau der blauen hervorragen (E. Bruecke[2]).

§ 116.

Irradiation. Unter Irradiation versteht man die Thatsache, dafs unter gewissen Umständen Objekte gröfser gesehen werden, als ihrer absoluten Gröfse und Entfernung vom Auge gemäfs der Fall sein sollte, gröfser als andre in Wirklichkeit gleichgrofse und gleichweit vom Auge entfernte Objekte von gröfserer oder geringerer Helligkeit. In der überwiegenden Mehrzahl der hierher gehörigen Erscheinungen sind es helle Objekte auf dunklem Grunde, welche auf

---

[1] Donders, *Arch. voor Genees- en Naturk.* 1865. II.
[2] E. Bruecke, *Wiener Stzber.* Math.-phys. Cl. 2. Abth. 1868. Bd. LVIII. p. 321.

Kosten des letzteren vergrößert erscheinen; unter bestimmten Bedingungen können jedoch, wie zuerst VOLKMANN nachgewiesen hat, auch dunkle Objekte auf hellem Grunde irradiieren. Streng genommen gehört die Erörterung dieser Erscheinungen zu der Lehre vom Raumsinn des Auges; da dieselben jedoch zu einem Teile in gewissen Fehlern des dioptrischen Apparates oder in fehlerhafter Akkommodation desselben begründet sind, so halten wir es für zweckmäßiger, ihre Betrachtung hier einzuschalten.

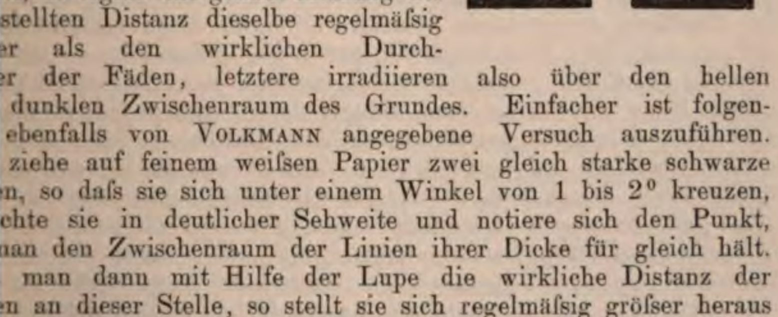
Mehrere aus der täglichen Erfahrung bekannte experimentell leicht zu konstatierende Beispiele mögen zunächst den Begriff der Irradiation klar machen. Betrachten wir den zu- oder abnehmenden Mond bei völlig klarem Himmel, so scheint der beleuchtete Teil desselben einer Scheibe von größerem Durchmesser anzugehören als der komplementäre nicht beleuchtete, die beleuchtete Sichel greift mit ihren Hörnern scheinbar über den Rand der dunklen Scheibe hinweg. Blicken wir abends eine lange von Laternen beleuchtete Straße entlang und richten unsern Blick auf eine nahe Laterne, so scheinen die Flammen der folgenden immer größer und größer zu werden, mehr und mehr den Raum der Laternen auszufüllen, während sie gleichzeitig an Deutlichkeit der Umrisse verlieren. Betrachten wir aus einiger Entfernung ein weißes Quadrat auf schwarzem Grunde und vergleichen es mit einem gleichgroßen und gleichweiten schwarzen Quadrat auf weißem Grunde, so erscheint uns das weiße erheblich größer als das schwarze, es erscheinen uns daher z. B. die weißen Felder eines aus gewisser Entfernung betrachteten Damenbrettes größer als die schwarzen. Betrachten wir Fig. 138 aus einer Entfernung, in welcher die Konturen der einzelnen Felder nicht mehr vollkommen scharf erscheinen, so sehen wir den weißen Streifen auf schwarzem Grunde unzweifelhaft breiter als den gleichbreiten schwarzen Streifen auf weißem Grunde, umgekehrt die beiden oberen weißen Seitenfelder breiter als die unteren schwarzen. Klebt man auf weißes Papier einander parallel zwei schwarze Streifen von 5 mm Breite so auf, daß sie durch einen weißen Zwischenraum von 8 mm Breite getrennt sind, und betrachtet das Blatt aus einer Entfernung, in welcher die Ränder der Streifen nicht mehr ganz scharf zu sehen sind, so erscheinen die schmäleren schwarzen Streifen breiter als der breitere weiße Zwischenraum. Betrachtet man die Figur 139 unter denselben Bedingungen, so erscheint der von Schwarz eingesäumte weiße Streifen unten, wo er von breiten schwarzen Feldern begrenzt ist, breiter als oben, wo er von schmalen schwarzen Streifen eingefaßt wird, mit andern Worten:

Fig. 138.



chmalen schwarzen Streifen irradiieren in den sie begrenzenden
en Grund hinein (VOLKMANN). In allen bisher beschriebenen
n geht die Irradiation mit Undeutlichkeit der Objekte, bedingt
ı mangelhafte Akkommodation des Auges, Hand in Hand.
kte von gewisser Kleinheit irradiieren jedoch auch bei voll-
nen akkommodiertem Auge. Sehr geeignet dies zu erweisen
die Gröfse der Irradiation zu messen,
olgendes von VOLKMANN angegebene
ıchsverfahren. Zwei feine (0,05 mm
) schwarze oder weifse Fäden sind
lel nebeneinander in einem Rahmen
ıfgespannt, dafs der eine dem andern
ı eine Mikrometerschraube in jedem
bigen Grade genähert werden kann.
man die schwarzen Fäden gegen
n, die weifsen gegen schwarzen
d in deutlicher Sehweite betrachten
fordert den Beobachter alsdann auf,
'äden soweit einander zu nähern, bis
Distanz ihrer Dicke genau gleich er-
nt, so ergibt eine genaue Messung der
stellten Distanz dieselbe regelmäfsig
er als den wirklichen Durch-
er der Fäden, letztere irradiieren also über den hellen
dunklen Zwischenraum des Grundes. Einfacher ist folgen-
ebenfalls von VOLKMANN angegebene Versuch auszuführen.
ziehe auf feinem weifsen Papier zwei gleich starke schwarze
n, so dafs sie sich unter einem Winkel von 1 bis 2° kreuzen,
chte sie in deutlicher Sehweite und notiere sich den Punkt,
ıan den Zwischenraum der Linien ihrer Dicke für gleich hält.
man dann mit Hilfe der Lupe die wirkliche Distanz der
n an dieser Stelle, so stellt sie sich regelmäfsig gröfser heraus
er Durchmesser der Linien.

Fig. 139.



Soweit unsre Kenntnis reicht, haben alle diese Erscheinungen
alle übrigen, welche sich ihnen an die Seite stellen lassen,
rein physikalischen objektiven Grund und lassen sich un-
ungen auf Fehler der Strahlenbrechung in unserm Auge zurück-
n, welche bedingen, dafs von einer punktförmigen Lichtquelle,
von einem der unermefslich weit gelegenen Fixsterne, nicht
punktförmiges scharfes Bild, sondern ein flächenhaft verbreitertes
reuungsbild auf unsrer Retina entworfen wird, anders aus-
ickt: ein Gegenstand irradiiert, sobald sein Netzhautbild durch
tzerstreuung thatsächlich gröfser gemacht wird, als es unter
rlosen dioptrischen Verhältnissen der Gröfse und Entfernung
Objektes gemäfs ist. Mit dieser zuerst von KEPLER ausge-
henen, sodann von WELCKER sicher begründeten, von VOLK-

MANN weiter ausgebildeten Erklärung[1] ist eine ältere von PLATEAU[2] aufgestellte und lange Zeit auch allgemein adoptierte Theorie zwar nicht widerlegt, aber doch ganz und gar verdrängt worden. Im Gegensatz zu WELCKER, VOLKMANN und der Mehrzahl der Physiologen nach ihnen erblickt PLATEAU in der Irradiation nicht eine objektiv durch die faktische Verbreiterung des Netzhautbildes bedingte Erscheinung, sondern eine subjektive, welche darauf beruht, daſs die Netzhaut unter Umständen in gröſserer Ausdehnung in Erregung gerät, als sie von objektivem Licht getroffen wird, daſs gewissermaſsen die direkt vom Licht erregten Retinaelemente ihre nicht getroffenen Nachbarn in ihren Erregungszustand mit hereinziehen, daſs also die Erregung irradiiert, nicht das von den Objekten zur Netzhaut gelangte Licht.

Man kann der PLATEAUschen Theorie nicht mehr den Einwand machen, daſs sie aller thatsächlichen Grundlagen entbehre; denn, wie sich später zeigen wird, sind wir gezwungen den einzelnen Punkten der Retina die Fähigkeit zuzusprechen, benachbart gelegene, vom objektiven Reiz verschont gebliebene in Miterregung zu versetzen, mag die Übertragung der nervösen Thätigkeit nun bereits innerhalb der gangliösen Elemente der Retina oder erst innerhalb derjenigen des Zentralorgans erfolgen. Aber man ist berechtigt, sie für überflüssig zu erklären, einmal weil unser Auge faktisch ein mit optischen Fehlern behaftetes Werkzeug ist, und zweitens, weil nachweislich sämtliche Irradiationserscheinungen besonders stark hervortreten, wenn die vorhandenen Mängel durch eine ungenaue Akkommodation willkürlich gesteigert werden. Halten wir die Fig. 138, während wir sie mit dem Blick fixieren, zunächst etwa in 20 cm Abstand vor die Augen, so werden wir dieselbe mit scharfen Konturen der schwarzen und weiſsen Felder, aber auch die beiden Streifen in ihrem wirklichen Breiteverhältnis, also gleich breit wahrnehmen. Entfernen wir aber allmählich die Figur vom Auge, so kommt endlich, und zwar bei kurzsichtigen Augen früher als bei weitsichtigen, ein Punkt, wo die Konturen undeutlich, verwaschen zu werden anfangen und gleichzeitig der weiſse Streifen breiter als der schwarze zu werden beginnt. Betrachten wir abends eine Straſsenlaterne, so erscheint uns aus der Ferne die Flamme sehr groſs, sie erfüllt fast den ganzen Laternenraum, jedoch so, daſs ihr Randteil matter mit undeutlichen verwaschenen Konturen gesehen wird; je mehr wir uns der Laterne nähern, desto mehr verkleinert sich die Flamme, desto deutlicher wird ihre Begrenzung, bis wir sie endlich mit ganz scharfen Konturen und in ihrer wahren relativen Gröſse sehen. Für ein

---

[1] KEPLER, *Ad Vitellionem paralipomena, quibus astron. pars opt. traditur.* Francofurti 1604. — WELCKER, *Über Irradiation u. einige andere Erschein. d. Sehens.* Gieſsen 1852. — VOLKMANN, *Ber. d. Verh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1857. p. 129; *Stzber. d. k. bayr. Akad.* 1861. II. Heft 1. p. 75, u. *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* Leipzig 1863. p. 1.

[2] PLATEAU, *Mém. de l'Acad. de Bruxelles.* T. XI. Deutsch in POGGENDORFFs *Annal. d. Phys. u. Chem.* 1842. Ergänzungsbd. I. p. 79, 193 u. 405.

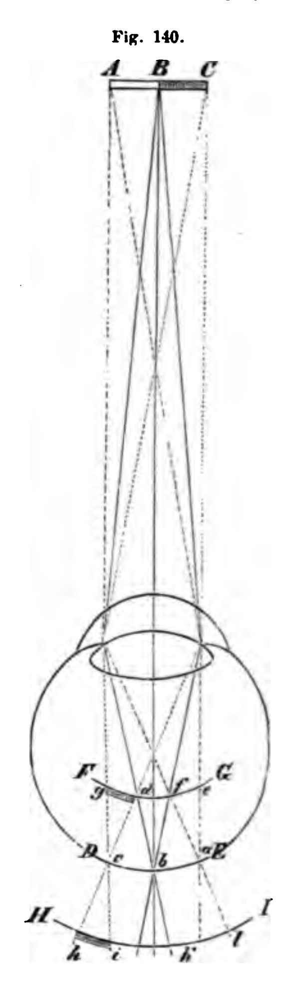
kurzsichtiges unbewaffnetes Auge wird die gezeichnete Figur 138 schon in einer Entfernung von wenigen Fuſsen irradiieren; wird vor dasselbe jedoch ein Konkavglas gebracht, so verschwindet die Erscheinung augenblicklich. Halten wir die Figur etwa 1 Fuſs vor das Auge, so irradiiert sie, wie schon bemerkt, nicht, sobald wir sie mit dem Blick fixieren; blicken wir aber neben oder über die Figur hinweg auf einen entfernten Gegenstand, während wir jedoch die Aufmerksamkeit nicht letzterem, sondern der Figur zuwenden, so tritt augenblicklich die Irradiation ein, um so beträchtlicher, je entfernter jener Gegenstand ist. Umgekehrt tritt die Irradiation auch ein, wenn wir die Figur in einer möglichst groſsen Entfernung, in welcher wir sie aber beim Fixieren noch scharf und nicht irradiierend wahrnehmen können, halten und sodann bei unverwandter Aufmerksamkeit ein dem Auge näheres Objekt fixieren. Es geht hieraus mit Bestimmtheit hervor, daſs Irradiation und Undeutlichkeit des Objekts parallel gehen, miteinander eintreten, proportional zu- und abnehmen, mit andern Worten, daſs helle Objekte auf dunklem Grunde irradiieren, sobald sie bei nicht für sie akkommodiertem Auge ein undeutliches Bild auf die Netzhaut werfen, also jeder ihrer hellen Punkte statt eines punktförmigen Bildes einen Zerstreuungskreis auf der Retina bildet.

Der weiſse Streifen der Figur irradiiert, sobald wir ihn entweder in eine Entfernung bringen, in welcher wir das Auge nicht mehr für ihn akkommodieren können, oder wenn wir willkürlich das Auge, während wir ihn sehen, für eine gröſsere oder kleinere Entfernung akkommodieren. Durch eine einfache dioptrische Konstruktion, wie sie Fig. 140 gibt, läſst sich zeigen, daſs unter diesen Bedingungen in dem Netzhautbild an denjenigen Stellen, welche den Berührungsgrenzen zwischen Schwarz und Weiſs in Fig. 138 entsprechen, die Zerstreuungskreise der weiſsen Randpunkte in das Bild des Schwarz übergreifen und umgekehrt der durch Zerstreuungskreise verbreiterte Rand des Schwarz in das Bild des Weiſs hineinfällt, so daſs an diesen Stellen die Bilder des Weiſs und Schwarz teilweise übereinander fallen. Volkmann bezeichnet den gleichzeitig von den Zerstreuungskreisen beider eingenommenen Raum als den Irradiationsraum.

Denken wir uns vor dem Auge ein Objekt ABC, welches aus einer weiſsen und einer schwarzen Hälfte AB und BC, die in B aneinanderstoſsen, zusammengesetzt ist, so können wir leicht durch Konstruktion die Punkte finden, in welchen die von den Grenzpunkten AB und C ausgehenden Strahlenbüschel hinter dem dioptrischen System des Auges zur Vereinigung kommen; nehmen wir an, es hätten sich a, b und c, wie die Figur zeigt, als konjugierte Vereinigungspunkte zu A, B und C ergeben, so folgt aus den erörterten Gesetzen der Dioptrik, daſs $a\,b\,c$ in umgekehrter Ordnung,

aber in gleicher relativer Lage und Entfernung wie *ABC* lie müssen. Ist das Auge für den Gegenstand akkommodiert, fallen die Vereinigungspunkte *a b c* gerade auf die Netzhaut *DE*, so steht auf derselben ein verkehrtes scharfes Bild von *ABC*, in welc *ab*=*bc*, wie in Wirklichkeit *AB*=*BC*, erscheint. Ist dagegen Auge für eine gröſsere Entfernung als die des Objekts akkommodiert, so fallen die Vereinigungspunkte, wie oben bewiesen wurde, hinter die Netzhaut, wir können uns also letztere für diesen Fall in *FG* liegend denken; es muſs dann der von *A* ausgehende Strahlenbüschel die Netzhaut mit konvergierenden Strahlen in dem Zerstreuungskreise *e f* treffen, *B*, der Grenzpunkt zwischen schwarzem und weiſsem Teil des Objektes, wird den Zerstreuungskreis *d f*, *C* wird *d g* bilden. Es geht hieraus hervor, daſs dem weiſsen Teil *A B* der Figur auf der Retina das Bild *d e*, dem schwarzen Teil aber *f g* zugehört, der Raum *d f* daher gleichzeitig von dem Bild des schwarzen und des weiſsen Teiles eingenommen wird. Ganz entsprechend verhält es sich, wenn das Auge für einen näheren Gegenstand als *ABC* akkommodiert ist, die Vereinigungspunkte *a b c* also vor die Netzhaut fallen, so daſs wir uns letztere in *HI* denken können. Es decken sich dann die Zerstreuungskreise der nach der Vereinigung divergierenden Strahlen der schwarzen und weiſsen Hälfte in dem Raume *i k*. Wir sehen in diesem Falle das Weiſs auf Kosten des Schwarz verbreitert, d. h. mit andern Worten, wir rechnen das neutrale Irradiationsgebiet *d f* oder *i k* des Netzhautbildes zum gröſsten Teil oder vollständig dem weiſsen Streifen zu, sehen v der Figur den gröſseren, *d e* oder *i l* entsprechenden Teil weiſs u nur den kleinen Teil *g d* oder *h i*, welcher von den einfallenden Ze streuungskreisen des weiſsen nicht erreicht wird, schwarz. Waru wir den Irradiationsraum dem Weiſs zurechnen und nicht de Schwarz, dem er ja mit gleichem Recht angehört, hat WELCK

Fig. 140.



ir den vorliegenden Fall sehr richtig erklärt; nach VOLKMANN lautet diese Erklärung in ihrer allgemeinsten Fassung so: Wir sehen von zwei aneinander grenzenden ungleich hellen Gegenständen, deren Bilder auf der Netzhaut teilweise übereinandergreifen, jedesmal dasjenige verbreitert, welches auf die Seele den überwiegenden Eindruck macht. Solange nicht besondere gleich zu erwähnende Umstände eintreten, löst aber der Empfindungsreiz des Weiſs einen intensiveren Erregungsvorgang als derjenige des Schwarz aus. Es wird daher in der Regel auch die erste Empfindungsqualität über die weite dominieren, wenn beide, wie im Zerstreuungsraume df der Fall, gleichzeitig durch die nämlichen Retinaelemente vermittelt werden sollen. Diese durch die Präponderanz des Hellen über das Dunkle bedingte Vergröſserung heller Flächen auf Kosten angrenzender dunkler wird natürlich um so leichter und in um so gröſserem Maſse stattfinden, je gröſser die Helligkeitsdifferenz beider ist, weil die Erregung innerhalb des Irradiationsraumes notwendig mit der Lichtstärke der übergreifenden Zerstreuungskreise der hellen Fläche wächst, und weil die letzteren sich in um so weiterem Umkreise, bis an d die Grenze des rein schwarzen Bildes heran, geltend machen können, je mehr ihre Lichtstärke zunimmt. Aus diesem Gesichtspunkt erklärt sich erstens, daſs nicht bloſs weiſse Flächen über schwarze, sondern auch farbige Flächen über solche von andrer Farbe irradiieren, sobald die Farbe der irradiierenden Fläche die Netzhaut intensiver erregt als die Farbe der andren bei gleicher objektiver Intensität. Wäre die Netzhaut für gelbes Licht nur in gleichem Grade empfindlich wie für blaues, so würde weder ein gelber Streifen auf Kosten eines angrenzenden blauen, noch umgekehrt ein blauer auf Kosten des gelben verbreitert erscheinen, sondern wir würden an der Grenze beider einen dem Durchmesser des Irradiationsraumes entsprechenden Streifen in der Mischfarbe beider sehen, welcher gleichweit in das Gebiet des gelben wie des blauen Streifens hineinragte. Gelb erregt aber in der That die Netzhaut stärker als Blau, und daher irradiieren gelbe Objekte über blaue auch bei gleicher Helligkeit, natürlich um so stärker, je lichtstärker das Gelb, je lichtärmer das Blau ist. Zweitens erklärt sich aus diesem Gesichtspunkte die von VOLKMANN durch eine Reihe schöner Versuche konstatierte Thatsache, daſs die Irradiation einer weiſsen Fläche über eine schwarze mit der Verminderung des Lichtunterschiedes, mit abnehmender Beleuchtungsintensität der weiſsen Fläche mehr und mehr schwindet und endlich sogar negativ wird, d. h. endlich eine Verkleinerung des Weiſs, also Vergröſserung der schwarzen Fläche auf Kosten der weiſsen, eintritt. Vergleicht man bei intensiver Beleuchtung eine weiſse Scheibe auf schwarzem Grund und eine ebenso groſse schwarze Scheibe auf weiſsem Grund, so erscheint die erstere beträchtlich gröſser als die letztere, es irradiiert die weiſse Scheibe über ihren schwarzen Grund und der weiſse Grund über die schwarze

Scheibe. Schwächt man dagegen die Helligkeit des Weiſs sehr erheblich dadurch ab, daſs man die Figuren durch dunkle graue Gläser betrachtet, so kontrahiert sich die weiſse Scheibe und die schwarze expandiert sich, bei gewissen Graden der Verdunkelung des Sehfeldes erscheinen beide Scheiben gleich groſs, und endlich kommt es dahin, daſs sich die Erscheinung umkehrt, die schwarze Scheibe auf weiſsem Grund gröſser als die weiſse auf schwarzem Grund erscheint. Dieses scheinbar paradoxe Resultat erklärt sich ohne Zwang auf folgende Weise. Mit der Abnahme der Helligkeit des Weiſs vermindert sich natürlich die erregende Wirkung der in den Irradiationsraum *ik* oder *df* fallenden Zerstreuungskreise desselben, während die Wirkung der ebendahin fallenden Zerstreuungskreise des schwarzen Bildes eher zu- als abnimmt. Die Folge ist, daſs bei abnehmender Helligkeit zunächst die schwächsten in das Gebiet des Schwarz (zwischen *d* oder *i* und der optischen Achse) eindringenden weiſsen Strahlen die zur Erregung der betreffenden Netzhautteile nötige Stärke verlieren, und endlich das weiſse Licht sogar im Gebiet des weiſsen Bildes (zwischen *f* oder *h* und der optischen Achse), von dem eindringenden Dunkel überwältigt, unwirksam wird, daher das Schwarz auf Kosten des Weiſs verbreitert erscheint. Von diesem Gesichtspunkt aus ist ferner verständlich, daſs die Irradiation eines weiſsen Feldes über ein schwarzes mit der Ermüdung des Auges abnimmt, weil mit der Ermüdung die im Irradiationsraum gelegenen Netzhautpartien weniger und weniger für die Erregung durch die weiſsen Zerstreuungskreise empfänglich werden, zunächst die am meisten nach *d* oder *i* liegenden aufhören auf die daselbst am stärksten gedämpften weiſsen Lichtstrahlen zu reagieren. Eine umgekehrte negative Irradiation, eine Vergröſserung schwarzer Flächen auf Kosten weiſser, tritt aber, wie aus den vorausgeschickten Beispielen hervorgeht, unter Umständen auch bei intensivster Beleuchtung des Weiſs und unermüdetem Auge regelmäſsig ein. Feine schwarze Linien, gegen den hellen Himmel betrachtet, irradiieren nach VOLKMANNS Versuchen ausnahmslos über den hellen Grund, wenn auch schwächer als gleich dicke weiſse Linien über schwarzen Grund. Es fragt sich, wie diese Thatsache mit der eben gegebenen Erklärung zu vereinbaren ist; VOLKMANN hat auch diese Frage in befriedigender Weise gelöst. Die Irradiation einer dunklen Fläche über eine helle beruht darauf, daſs wir im Netzhautbilde den Irradiationsraum mehr weniger vollständig zum Schwarz hinzurechnen; es muſs also in den Fällen, wo dies eintritt, irgend etwas vorhanden sein, was dem Schwarz den überwiegenden Eindruck verschafft, die Seele veranlaſst, den zwischen rein weiſsem und rein schwarzem Bild liegenden Irradiationsstreifen, innerhalb dessen die Helligkeit in der Richtung vom Weiſs zum *Schwarz* hin stetig abnimmt, trotz der stärkeren Erregungskraft

des Weiſs dem Schwarz zuzuteilen. Volkmann hat gezeigt, daſs diese Bevorzugung des Schwarz nur eintritt, wenn die schwarzen Flächen eine gewisse Kleinheit haben, durch welche sie als Objekte die Aufmerksamkeit der Seele auf sich lenken, während das angrenzende Weiſs als indifferenter Grund unbeachtet bleibt. Die Irradiation kann also durch Präponderanz ebensowohl des Hellen über das Dunkle, als auch des Objektes über den Grund hervorgerufen werden; beide Momente können, wo sie zusammen in gleichem Sinne wirken, die Irradiation verstärken; wo sie einander entgegenwirken, gewissermaſsen durch Interferenz, entweder die Irradiation vermindern oder ihrer Richtung nach umkehren. Weiſse Linien auf schwarzem Grund irradiieren stärker als schwarze auf hellem Grund, weil bei ersteren die Wirkung der Linien als Objekte und als helle Gegenstände sich summiert, bei letzteren die Wirkung der Linien als Objekte die entgegenstehende Wirkung des hellen Grundes zu überbieten hat.

Volkmann hat diese Erklärung, welcher sich alle Irradiationserscheinungen unterordnen lassen, durch eine Reihe sinnreicher Experimente gestützt. Eines der überzeugendsten ist folgendes. Man zieht auf einem Bogen weiſsem Papier eine groſse Anzahl schwarzer Parallellinien von 1 mm Breite und genau ebenso groſser Distanz, so daſs ein bestimmter Gegensatz zwischen Objekt und Grund nicht gegeben ist, sondern daſs man willkürlich den weiſsen oder schwarzen Streifen die Bedeutung des Grundes oder Objektes beilegen kann. Betrachtet man diese Zeichnung durch ein in einer weiſsen Platte ausgeschnittenes Fenster von solcher Gröſse, daſs man gleichzeitig zehn schwarze und zehn weiſse Streifen sieht, so erscheinen in der Regel beide Streifen des eingerahmten Teiles gleich breit; betrachtet man sie aber durch ein so enges Fenster der weiſsen Platte, daſs nur zwei schwarze Linien mit ihren Zwischenräumen gesehen werden, wodurch sich uns notwendig die Auffassung der beiden schwarzen Linien als Objekte aufdrängt, so erscheinen dieselben durch Irradiation etwa doppelt so dick als die weiſsen; ist aber die Platte schwarz, in welcher sich das Fenster von der letztgenannten Gröſse befindet, so erscheinen notwendig die zwei weiſsen Streifen als Objekte auf schwarzem Grund und daher doppelt so breit als die schwarzen Zwischenräume. Im ersten Falle rechnen wir also die Irradationsstreifen zwischen schwarzen und weiſsen Linien halb zu den einen und halb zu den andern, im zweiten Falle vollständig zu den schwarzen Linien, im dritten vollständig zu den weiſsen Linien als Objekten. Ein andrer interessanter Beleg für Volkmanns Auffassung ist folgender. Betrachtet man ein groſses schwarzes Quadrat auf weiſsem Grund, so erscheint es durch Irradiation verschmälert (kleiner als ein gleich groſses weiſses Quadrat auf schwarzem Grunde), offenbar weil der weiſse Grund über die Grenzen des schwarzen Bildes irradiiert und in dem usurpierten Gebiet sich durch seine Helligkeit geltend macht. Schiebt man nun während der Betrachtung von einer Seite her über das schwarze Quadrat ein Blatt weiſses Papier, so daſs dasselbe mehr und mehr verschmälert wird, so sollte dasselbe, noch ehe es vollständig verdeckt ist, verschwinden; es sollte nämlich das als Grund wirkende weiſse Papier auch von der andren Seite her einen Streifen des Schwarz durch Irradiation sich anmaſsen und sobald dieser mit dem durch Irradiation des eigentlichen Grundes verloren gegangenen schwarzen Randstreifen zusammenstieſse das ganze Quadrat verschwinden. Dies ist aber nicht der Fall, im Gegenteil erscheint schlieſslich ein schmaler unverdeckter Streifen des schwarzen Quadrats sogar auf Kosten des weiſsen Grundes verbreitert, offenbar weil bei einem gewissen Grade der Verschmälerung der schwarze Streifen als Objekt wirkt und diese Wirkung

diejenige der dominierenden Helligkeit des Grundes überbietet. Endlich erwähnen wir noch ein auffallendes Versuchsresultat, welches nur durch die in Rede stehende Hypothese der dominierenden Objektwirkung als Irradiationsursache verständlich wird. VOLKMANN fand, daſs die relative Irradiationsverbreiterung eines bestimmten Objektes um so gröſser wird, je kleiner sein Netzhautbildchen ist, auch wenn die physikalischen Bedingungen der Lichtzerstreuung ungeändert bleiben, also eine gleichsinnige Änderung der Irradiationsgröſse mit der Gröſse des Netzhautbildes zu erwarten gewesen wäre. Je kleiner das Netzhautbild, desto mehr eignet ihm die Seele daher von dem neutralen Irradiationsgebiet zu auf Kosten des mehr und mehr zurücktretenden Grundes.

Bei den vorstehenden Erläuterungen der Irradiationserscheinungen haben wir auf die Entstehung der sie bedingenden physikalischen Lichtzerstreuung zum Teil keine Rücksicht genommen, oder als eine der Ursachen derselben fehlerhafte Akkommodation vorausgesetzt. Wie aus der Einleitung hervorgeht, tritt aber auch für sehr kleine Objekte bei vollkommen akkommodiertem Auge Irradiation ein. In diesem Falle ist die Lichtzerstreuung eine Folge der monochromatischen Abweichungen des Auges, von denen der folgende Paragraph handeln wird. Die Erklärung der Erscheinungen, die Gesetze über die Abhängigkeit derselben von den aufgeführten Variablen bleiben die gleichen, mag die Lichtzerstreuung durch die eine oder die andre Ursache oder durch beide zusammen herbeigeführt sein.

Zur Untersuchung und Messung der Irradiationserscheinungen bei vollkommen akkommodiertem Auge hat sich VOLKMANN weiſser oder schwarzer Papierstreifen von bekannter Gröſse bedient, von welchen ein Fernrohrobjektiv (Makroskop) zwischen sich und dem beobachtenden Auge verkleinerte scharfe Bilder entwarf. Das Objektiv saſs in einem Rohre, dessen Länge durch Ausziehen beliebig verändert werden konnte und daher gestattete, die zur genauen Akkommodation zwischen Bild und Auge erforderliche Entfernung jederzeit auf das genaueste herzustellen.

Schlieſslich können wir nicht umhin, vom theoretischen Standpunkt aus auf eine mögliche physiologische Irradiationsursache hinzuweisen, welche auch bei vollkommen akkommodiertem Auge und Bildern von fehlerfreier Schärfe eine Verbreiterung von Objekten bedingen müſste, welche faktisch wahrscheinlich nicht zur Wirksamkeit kommt, weil sie von der stets vorhandenen Lichtzerstreuung verdeckt wird. HELMHOLTZ[1] hat zuerst auf diese physiologische Irradiationsursache aufmerksam gemacht und einige spezielle Versuchsresultate von VOLKMANN aus derselben zu erklären versucht, VOLKMANN dagegen die Anwendbarkeit dieser Ursache auf seine Beobachtungen mit gewichtigen Gründen zurückgewiesen. Die Netzhaut besteht wie die äuſsere Haut aus einer Mosaik sensibler Elemente, Empfindungskreise von bestimmter Gröſse, und dieser entspricht eine gleiche Mosaik des vorgestellten äuſseren Sehfeldes in der Art, daſs die Seele die durch Erregung jedes einzelnen Mosaikelementes der Netzhaut erzeugte Empfindung in das entsprechende

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 324.

Mosaikfeld des vorgestellten äuſseren Raumes einträgt. Trifft ein Lichteindruck ein einziges Teilchen der Netzhaut, so ist es gleichgültig, ob er es ganz oder nur teilweise deckt, die Seele füllt stets das ganze zugehörige Feld des äuſseren Raumes damit aus. Sollten daher auf unsrer Netzhaut scharfe Bilder entworfen werden können, deren Breite dem Querschnitt der von ihnen erleuchteten oder beschatteten percipierenden Elemente nachsteht, so würden wir die ihnen zugehörigen Gegenstände gröſser taxieren müssen, als sie wirklich sind. In diesem Falle würde also die Urteilstäuschung nicht wie bisher durch eine thatsächliche Verbreiterung der Bilder, sondern durch die notwendige Irradiation der Gröſsenvorstellung, welche nicht unter einen bestimmten elementaren Wert herabsinken kann, bedingt sein. Ob ein solcher Fall überhaupt möglich ist, ob der solchen Feinheiten gegenüber mangelhafte dioptrische Apparat unsers Auges wahrnehmbare Bilder von geringerem Durchmesser als die sensiblen Elemente der Netzhaut zu entwerfen vermag, ist jetzt noch nicht bestimmt zu entscheiden. Eine nähere Begründung dieser Zweifel wird sich aus den Erörterungen über die Feinheit des Raumsinnes im Auge ergeben.

§ 117.

Monochromatische Abweichungen des Auges. Mit diesem Namen bezeichnet man nach HELMHOLTZ[1] alle diejenigen teils in der Form der brechenden Flächen, teils in der mangelnden Homogenität der brechenden Medien, teils in zufälliger Verunreinigung der Hornhautoberfläche, teils endlich in der Lagerung, insbesondere mangelhaften Zentrierung der einzelnen Teile des dioptrischen Systems begründeten Fehler des letzteren, welche die Herstellung absolut scharfer Bilder, die genaue Vereinigung aller von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen in einem Punkte, auf der Netzhaut (bei vollkommener Akkommodation) vereiteln. In der That sind die hierher gehörigen Fehler des Auges, wie schon aus der Aufführung der zahlreichen Quellen derselben hervorgeht, sehr mannigfach und teilweise sogar in nicht unerheblichem Grade selbst bei Augen, die als normale zu betrachten sind, vorhanden, auſserordentlich mannigfach daher die Erscheinungen, die Störungen der Gesichtswahrnehmungen, welche von ihnen herrühren. Wir wollen zunächst die sicher erwiesenen Fehler des dioptrischen Apparates besprechen und die von ihnen bedingten Erscheinungen aufsuchen und erklären; es bleibt dann noch eine Reihe von Sehstörungen übrig, welche zwar bestimmt hierher zu rechnen, aber doch nicht mit Sicherheit auf ihre Ursachen zurückzuführen sind. Wir beginnen

[1] HELMHOLTZ, a. a. O. p. 137.

mit der Betrachtung der Abweichungen des Auges wegen der Gestalt der brechenden Flächen. Es ist aus der Physik bekannt, daſs man mit dem Ausdruck „sphärische Aberration, Abweichung wegen der Kugelgestalt“, die Eigenschaft jedes durch sphärische Flächen begrenzten Brechungskörpers, nicht alle auf die brechende Fläche in verschiedenen Abständen von der Achse treffenden Strahlen in einem einzigen Brennpunkt, sondern die der Achse näher auftreffenden Strahlen später als die von derselben entfernteren zur Vereinigung zu bringen, bezeichnet. Treffen z. B. parallele oder von einem beliebigen Punkte ausgehende homozentrische Lichtstrahlen auf eine von Kugelflächen begrenzte bikonvexe Linse, so haben dieselben hinter der Linse nicht einen einzigen konjugierten Vereinigungspunkt, sondern eine Reihe hintereinander liegender Vereinigungspunkte, also eine Vereinigungslinie. Die der Achse zunächst auf die Vorderfläche treffenden zentralen Strahlen werden relativ am wenigsten abgelenkt, ihr Vereinigungspunkt liegt am weitesten von der Hinterfläche der Linse entfernt; die äuſsersten Randstrahlen werden am meisten abgelenkt, konvergieren am beträchtlichsten hinter der Linse und vereinigen sich der hinteren Linsenfläche am nächsten. Zwei Strahlen, die in gleichem Abstand von der Achse die Linse treffen, haben denselben Vereinigungspunkt, es vereinigen sich demnach alle in einem um dem Krümmungsmittelpunkt der Linse gezogenen Kreis auftreffenden Strahlen in einem Punkt, dessen Abstand von der hinteren Linsenfläche sich nach der Gröſse des Halbmessers jenes Kreises richtet. Es ist hier nicht der Ort, die physikalische Notwendigkeit dieser verschiedenen Vereinigungsweiten aus den Brechungsgesetzen zu deduzieren; wir erinnern ebenso nur an den praktisch wichtigen Satz, daſs die relativ langsame Zunahme der Einfallswinkel für die in der nächsten Umgebung der Achse die Linse treffenden Strahlen nur eine so geringe Entfernung der zugehörigen Brennpunkte voneinander bedingt, daſs man sie, ohne die für praktische Zwecke nötige Genauigkeit zu beeinträchtigen, als zusammenfallend betrachten kann, während in gröſserer Entfernung von der Achse schon weit geringere Differenzen des Abstandes zweier Strahlen von der Achse ein weit beträchtlicheres Auseinanderrücken ihrer zugehörigen Brennpunkte bedingen. Wir setzen endlich aus der Physik hinlängliche Bekanntschaft mit den Mitteln voraus, durch welche der Fehler der sphärischen Aberration, welcher notwendig die Entstehung deutlicher Bilder unmöglich machen muſs, bei den künstlichen dioptrischen Instrumenten möglichst auf ein Minimum reduziert wird. Diejenige ideale Krümmungsform der Linsenflächen, bei welcher die Abweichung gänzlich fehlt (Aplanasie), also wirklich [illegible]iger geometrischer Vereinigungspunkt aller Strahlen existiert, [illegible] herzustellen, ist bis jetzt noch nicht ge[illegible]ſsung der Randstrahlen mittels Blendungen

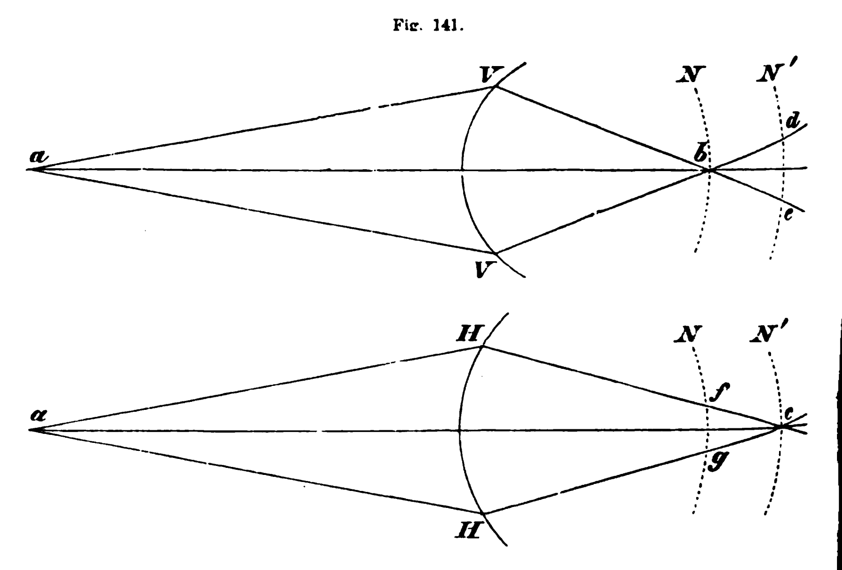
aphragmen) ist vorläufig zur möglichsten Verkleinerung der sphä-
hen Aberration bei unsern optischen Instrumenten noch un-
ıfslich. Von einer sphärischen Aberration im strengen Sinne des
rtes kann bei dem dioptrischen Apparat unsers Auges nicht
Rede sein, da, wie dies oben erörtert wurde, keine einzige
brechenden Flächen desselben genau sphärisch gekrümmt ist.
ı ehesten sind noch, soweit die Messungen zuverlässig sind, die
senflächen als Kugelausschnitte zu betrachten; allein selbst wenn
vollständig der Fall wäre, so würde die davon bedingte sphärische
weichung in unsern Gesichtswahrnehmungen doch nicht zur
cheinung gelangen, erstens weil in der Regel die Randstrahlen
weitesten Umfang durch die Iris abgeblendet sind, zweitens weil
verdeckt würde durch die weit auffälligere Aberration der Licht-
hlen, welche durch andre später zu besprechende optische
ıler der Linse veranlafst wird, vor allem aber durch diejenige,
che durch die Brechung an der asymmetrischen Hornhautober-
he bedingt ist.

Wir haben in der Einleitung zur Dioptrik des Auges den
hweis geliefert, dafs die Hornhaut in allen Meridiandurchschnitten
ptisch gekrümmt ist, die Ellipsen in den verschiedenen Meridia-
aber eine ungleiche Exzentrizität und ungleichen Krümmungs-
ius haben, dafs insbesondere sehr erhebliche Unterschiede in den
ümmungsradien des vertikalen und des horizontalen Meridian-
chschnittes sich ergeben. Wären die Ellipsen in allen Meridianen
ich, die Hornhaut also ein Rotationsellipsoid, so würde sie eine
r geringe Aberration der Strahlen eines homozentrischen Strahlen-
chels bedingen, es würden letztere sich, wenn auch nicht absolut,
h hinreichend genau in einem Punkte hinter der Hornhaut ver-
igen. Die verschiedene Krümmung in verschiedenen Meridianen
ingt aber notwendig eine erheblichere Aberration, einen merk-
hen „Astigmatismus", d. h. Nichtvereinigung homozentrischer
ahlen in einem Punkte. Es wurden von dieser Anomalie ab-
ngige Erscheinungen zuerst von AEBY beobachtet, die Anomalie
bst zuerst von TH. YOUNG, später genauer von FICK, ZOELLNER,
NAPP, SNELLEN, DONDERS u. a. untersucht; dafs VOLKMANN die
adiationserscheinungen des akkommodierten Auges ebenfalls auf
n Astigmatismus zurückführt, hat der vorhergehende Paragraph
lehrt.[1] Nehmen wir an, indem wir zunächst nur zwei rechtwinkelig
feinander stehende Hornhautquerschnitte, den vertikalen und den
rizontalen, berücksichtigen, dafs der erstere stärker gekrümmt sei
der letztere, was nach DONDERS in der Regel der Fall ist, und
tersuchen die dadurch bedingte Aberration eines homozentrischen

[1] Vgl. THOM. YOUNG, *Philosoph. Transactions* for the year 1793. Vol. LXXXIII. p. 169. — FICK, *Zeitschr. f. rat. Med.* N. F. 1851. Bd. II. p. 83. — ZOELLNER, POGGENDORFFs *Annal.* Bd. CXI. p. 329. — KNAPP, DONDERS, SNELLEN, vgl. dieses Lehrbuch. Bd. II. p. 344.

Strahlenkegels, der von einem vor der Hornhaut in der Sehachse gelegenen Leuchtpunkt ausgeht. *VV* Fig 141 stellt den vertikalen, *HH* den horizontalen Meridiandurchschnitt der Hornhaut, *a* den Leuchtpunkt vor. Die in der vertikalen Ebene auftreffenden Strahlen werden von der stärker gekrümmten Fläche stärker gebrochen, so daſs sie in *b* zur Vereinigung kommen, die in horizontaler Ebene auftreffenden werden dagegen schwächer gebrochen, so daſs sie erst in *c*, also in gröſserer Entfernung vom Hornhautscheitel, sich vereinigen. Sind die Krümmungsradien der übrigen Meridianabschnitte der Hornhaut mittlere zwischen denen von *VV* und *HH*, so fallen die Vereinigungspunkte der in allen übrigen Meridianebenen die

Fig. 141.



Hornhaut treffenden Strahlen von *a* zwischen *b* und *c* auf die optische Achse. Die Linie *bc*, welche so durch die hintereinander fallenden Vereinigungspunkte gebildet wird, heiſst nach STURM[1] die Brennstrecke. In welcher Entfernung nun auch die auffangende Netzhautfläche hinter der Hornhaut sich befinden möge, nirgends kann sie ein scharfes punktförmiges Bild von *a* erhalten; die Form der Zerstreuungsbildchen ist für jede Lage leicht vorherzubestimmen. Liegt sie in *N*, also im Vereinigungspunkt der vertikalen Strahlen, so wird sie von den noch konvergierenden horizontalen Strahlen in einer Zerstreuungslinie *fg* getroffen, das Bild von *a* erscheint demnach als horizontale Linie. Liegt die Netzhaut in *N'*, also im Vereinigungspunkt der horizontalen Strahlen, so wird sie von den nach der Vereinigung wieder divergierend weiter gehenden vertikalen

[1] STURM, POGGENDORFFs *Annal.* 1845. Bd. LXV. p. 116.

Strahlen in einer Zerstreuungslinie dc getroffen, statt eines punkt-
örmigen Bildes erscheint demnach eine vertikale Linie. Liegt die
Netzhaut zwischen N und N', da wo die divergierenden vertikalen
und die noch konvergierenden horizontalen Strahlen gleich lange
Zerstreuungslinien bilden, so wird von a ein rundliches Zerstreuungs-
ild entworfen werden; liegt sie vor N, so wird letzteres eine hori-
ontale Ellipse, liegt sie hinter N', eine vertikale Ellipse darstellen.
Die Erscheinungen des Astigmatismus, die durch ihn bedingten
Störungen der Gesichtswahrnehmungen ergeben sich aus den folgen-
en Beispielen.

Befinden sich auf einer Fläche in bestimmter Entfernung vom
Auge horizontale und vertikale Linien von gleicher Breite, so kann
ie das Auge nicht gleichzeitig scharf sehen. Erscheinen die verti-
alen scharf, so sind die horizontalen verbreitert und undeutlich,
und umgekehrt; will man beide gleichzeitig scharf sehen, so muſs
nan ihnen einen verschiedenenen Abstand vom Auge geben, und
zwar bei den meisten Augen den vertikalen Linien einen gröſseren
Abstand als den horizontalen. Fick muſste eine vertikale Linie
4,6 m vom Auge entfernen, um sie gleichzeitig mit einer horizon-
talen 3 m entfernten deutlich zu sehen; Helmholtz sah vertikale
Linien in 0,65 m Abstand gleichzeitig deutlich mit horizontalen
0,54 m entfernten. Für das Auge von Young verhielt es sich um-
gekehrt, die horizontalen Linien muſsten weiter als die vertikalen
entfernt werden. Ein horizontaler weiſser Streifen auf schwarzem
Grunde erscheint nach Fick den meisten Augen breiter, als ein
gleich breiter vertikaler weiſser Streifen, ein weiſses Quadrat auf
schwarzem Grunde daher als aufrechtstehendes Oblongum. Diese
Erscheinungen erklären sich einfach folgendermaſsen. Bei den
meisten Augen ist die Krümmung der Hornhaut im vertikalen
Meridian stärker als im horizontalen, die meisten Augen sind ferner
bei vollkommener Akkommodation so eingestellt, daſs diejenigen
Strahlen, welche die Hornhaut im horizontalen Meridian passieren,
sich in der Ebene der Netzhaut vereinigen, die Netzhaut also in
N' Fig. 141 zu denken ist, die vertikalen Strahlen demnach auf
ihr vertikale Zerstreuungslinien (de) bilden. Eine vertikale Linie,
also eine Reihe vertikal übereinander stehender Objektpunkte, muſs
in diesem Falle scharf, d. h. nicht verbreitert, gesehen werden, da ihr
Netzhautbild aus lauter einzelnen, sich deckenden vertikalen Zer-
streuungslinien besteht; eine horizontale Linie muſs aber verbreitert
erscheinen, weil die nebeneinander liegenden vertikalen Zerstreuungs-
linien ihrer einzelnen Punkte nach oben und unten über die Grenzen
des scharfen Bildes hinausragen. Ist bei einem Auge die Horn-
hautkrümmung im horizontalen Meridian beträchtlicher als im verti-
kalen, oder ist dasselbe bei genauer Akkommodation so eingestellt,
daſs der Vereinigungspunkt der vertikalen Strahlen in die Netzhaut-
ebene fällt, so muſs sich die Erscheinung umkehren. Warum unter

den oben vorausgesetzten Verhältnissen eine horizontale Linie, um gleichzeitig mit einer vertikalen scharf gesehen zu werden, dem Auge näher gerückt werden muſs, ist einleuchtend. Sie muſs so weit genähert werden, bis der Vereinigspunkt der in vertikaler Ebene durch die Hornhaut gehenden Strahlen auf die Netzhaut zurückgeschoben ist, die horizontalen Strahlen also vor ihrer Vereinigung die Netzhaut mit horizontalen Zerstreuungslinien treffen, welche die Schärfe der Wahrnehmung nicht stören, weil sie übereinander in der Richtung der Linie fallen. Die Erscheinungen des Astigmatismus können wesentlich verbessert werden, wenn man die Gegenstände durch eine vor das Auge gehaltene enge Spalte betrachtet, deren Richtung der Richtung desjenigen Meridians entspricht, für dessen Bilder das Auge akkommodiert ist. Unter den erörterten Bedingungen würde demnach eine horizontal vor das Auge gehaltene Spalte durch Beschneidung der störenden vertikalen Strahlen die Verbreiterung der horizontalen Linie vermindern oder aufheben. Der Astigmatismus kann aber auch korrigiert werden durch vor das Auge gehaltene cylindrische Gläser. Eine cylindrische Linse, deren Oberfläche einen Abschnitt einer Cylinderfläche darstellt, bewirkt eine Ablenkung aller Strahlen, welche sie in lotrecht auf der Achse des Cylinders stehenden Ebenen treffen, lenkt dagegen die Strahlen, welche sie in allen durch die Achse gelegten Ebenen treffen, nicht ab. Eine positive Cylinderlinse sammelt daher parallele homozentrische Strahlen in einer Linie, welche der Achse des Cylinders parallel ist; eine negative cylindrische Linse zerstreut das Licht in den zur Achse senkrechten Ebenen, lenkt es nicht in der durch die Achse gelegten Ebene ab. Den Astigmatismus, welcher in dem durch die Figur erläuterten Fall durch stärkere Krümmung im vertikalen Meridian und Einstellung der Netzhaut auf den Vereinigungspunkt der horizontalen Strahlen bedingt ist, können wir aufheben durch eine vor das Auge gebrachte negativ cylindrische Linse, deren Achse horizontal und senkrecht zur optischen Achse gestellt ist, so daſs die in den vertikalen Ebenen durchgehenden Strahlen stärker divergent, mithin zum Auge weniger konvergent gemacht werden, ihr Vereinigungspunkt folglich weiter nach hinten, bei passendem Krümmungsradius in die Ebene der in N' gelegenen Netzhaut rückt. Auf der andren Seite kann durch Cylinderlinsen ein beliebiger Grad von künstlichem Astigmatismus hervorgebracht, der natürliche in so hohem Grade vermehrt werden, daſs die Erscheinungen desselben sehr auffällig hervortreten, z. B. wenn man unter den hier vorausgesetzten Verhältnissen eine positiv cylindrische Linse mit horizontal gelagerter Achse vor das Auge bringt und dadurch die schon an sich zu stark konvergenten vertikalen Strahlen noch stärker konvergent macht, so daſs ihr Vereinigspunkt noch weiter nach vorn rückt, die Zerstreuungslinien auf der Netzhaut noch länger werden.

Wörtlich genommen sind Astigmatismus und monochromatische Abweichung ynonyma; die erstere Benennung könnte folglich auf alle durch dioptrische 'ehler bedingten Mängel der Schärfe der Netzhautbilder angewandt werden, umal der gröfste Teil aller solcher Störungen, mit Ausnahme der sogleich zu esprechenden Diplopie und Polyopie, vornehmlich dem asymmetrischen Bau er Cornea seine Entstehung verdankt. Inwiefern die durch denselben gesetzten 'ehler durch Astigmatismus der Linse kompliziert werden, ist durch direkte lessung der Meridiane der letzteren noch nicht mit Sicherheit festgestellt vorden. Auf einem indirekten Wege hat sich indessen ergeben, dafs ein geringer irad von Linsenastigmatismus allerdings besteht, und zwar meist in der Art, afs er sich dem Astigmatismus der Cornea summiert, seltener so, dafs er denelben kompensiert oder gar überkompensiert. Zu diesem Schlusse gelangten KNAPP, DONDERS u. a. dadurch, dafs sie zunächst den Astigmatismus des esamtauges direkt durch den Versuch bestimmten, also untersuchten, in wie rofser Entfernung vom vorderen Knotenpunkte des Auges horizontale und ertikale Linien scharf gesehen werden konnten. Wurden dann die beiden rmittelten Abstände als konjugierte Vereinigungsweiten einer Konvexlinse aneschen und daraus die Brennweite der letzteren A berechnet, so läfst sich erade wie bei der Bestimmung der Akkommodationsbreite (s. o. p. 383) der eciproke Wert $\frac{1}{A}$ verwenden, um für die Gröfse des Gesamtastigmatismus As inen Zahlenausdruck zu gewinnen: $As = \frac{1}{A} = \frac{1}{D_h} - \frac{1}{D_v}$, in welcher Formel D_h ler kleineren Entfernung der horizontalen, D_v der gröfseren der vertikalen entpricht. Aus der ophthalmometrischen Messung der Hornhautmeridiane läfst ich ferner, wie KNAPP gezeigt hat, ein analog geformter Ausdruck für den Astigmatismus der Hornhaut allein As_c gewinnen und somit schliefslich durch Subtraktion beider Werte derjenige der Linse $As_l = As - As_c$ ableiten. In KNAPPS eignem Auge war $As = \frac{1}{851\ \text{mm}}$, $As_c = \frac{1}{1021{,}5\ \text{mm}}$, As_l also $= \frac{1}{851\ \text{mm}} - \frac{1}{1021{,}5} = \frac{1}{5098\ \text{mm}}$. Da sich der direkt gefundene Astigmatismus des Gesamtauges hiernach bei ihm gröfser herausstellte als der berechnete der Cornea, so schliefst er, dafs die Asymmetrie seiner Cornea mit der seiner Linse korrespondiert.[1]

Die durch die Asymmetrie der Hornhaut bedingten Erscheinungen des Astigmatismus werden in der Regel kompliziert durch anderweitige in bleibenden oder zufälligen Fehlern des dioptrischen Apparats begründete monochromatische Abweichungen. Zunächst gehören hierher die Erscheinungen, welche man unter dem Namen *diplopia (polyopia) monophthalmica*, Doppeltsehen mit einem Auge, zusammengefafst hat, welche aber offenbar ihrer Entstehungsweise nach nicht alle in eine Klasse zusammengeworfen werden dürfen. Betrachtet man einen kleinen leuchtenden Punkt, die gegen den Himmel gehaltene Öffnung in einem Kartenblatt, mit einem Auge, während dasselbe für eine gröfsere Entfernung akkommodiert ist, so sieht man regelmäfsig anstatt eines einfachen kreisförmigen Zerstreuungsbildes der runden Öffnung ein mehrfaches Bild derselben, und zwar erscheinen die mehrfachen Bilder entweder deutlich

[1] DONDERS, *Astigmat. u. cyl. Gläser.* Berlin 1862. p. 24; *Anomalien d. Accommodation u. Refraction* etc. p. 393. — KNAPP. *Arch. f. Ophthalm.* 1864. Bd. VIII. Abth. 2. p. 209; ferner KAISER, *Arch. f. Ophthalm.* 1865. Bd. XI. Abth. 3. p. 186.

voneinander getrennt (bei schwachem Licht), oder in Form einer strahligen Figur mit vier bis acht unregelmäſsigen Strahlen untereinander verschmolzen (bei starkem Licht), wie die Fig. 142 nach HELMHOLTZ erläutert. Bei starkem Licht ist die ganze Figur von einem aus äuſserst feinen, meist irisierenden, glänzenden Linien gebildeten Strahlenkranz (Haarstrahlenkranz, HELMHOLTZ) umgeben. Dieser Strahlenkranz zeigt sich z. B. an den Sternen, fernen Lichtern, besonders schön und deutlich bei Betrachtung des (glitzernden) Sonnenbildchens in einem Thautropfen oder einer Thermometerkugel. Die Erscheinung der sternförmigen Figur verhält sich verschieden in beiden Augen, verschieden bei verschiedenen Personen, und endlich verschieden, jenachdem das Objekt diesseits oder jenseits der Akkommodationsdistanz liegt. Liegt das Objekt jenseits der gröſsten Akkommodationsdistanz, so erscheint die Figur meist in vertikaler Richtung länger als in horizontaler (*a* und *b* aus HELMHOLTZ' rechtem und linkem Auge); verdeckt man durch Vorschieben eines undurchsichtigen Schirmes von oben oder unten, links oder rechts her einen Teil der Pupille, so verschwindet stets der entsprechende Teil der Figur, der obere, wenn man von oben den Schirm vorschiebt u. s. f., demnach der entgegengesetzte Teil des Netzhautbildchens. Liegt das Objekt diesseits des Akkommodationspunktes, so erscheint die Figur (*c*, *d*) meist in horizontaler Richtung breiter, und es verschwindet bei partieller Verdeckung der Pupille der entgegengesetzte Teil der Figur, also der gleichseitige Teil des Netzhautbildes. Führt man, anstatt einen Schirm vorzuschieben, einen gespannten Faden vor dem Auge vorüber, so erscheint derselbe, nur wenn er die Mitte der Strahlenfigur schneidet, gerade, wenn er vor den seitlichen Teilen derselben liegt, nach auſsen gekrümmt (H. MEYER). Betrachtet man statt des Lichtpunktes eine Lichtlinie, so erscheinen zwei bis sechs parallele Linien nebeneinander, indem die hintereinander folgenden sternförmigen Figuren der einzelnen Lichtpunkte, aus denen die Linie zusammengesetzt ist, sich zum Teil decken. Die Zahl der Doppelbilder ändert sich in einigen Fällen mit der Änderung der Entfernung des Gegenstandes aus dem Akkommodationsgebiet; so soll nach H. MEYER[1] regelmäſsig folgender Wechsel in

Fig. 142.

a *b* *c* *d*

Fig. 143.

a *b* *c*

[1] H. MEYER, *Ztschr. f. rat. Med.* I. R. 1846. Bd. V. p. 368.

Zahl und Lage der Doppelbilder eintreten. Bringt man einen auf weifses Papier gezeichneten schwarzen Punkt von $^1/_2$—1‴ Durchmesser in die bequeme Sehweite und nähert ihn allmählich mehr und mehr dem Auge, so löst er sich in zwei nebeneinanderstehende teilweise sich deckende, mit der weiteren Annäherung mehr auseinander rückende, und endlich in vier Punkte von der in Fig. 143 *c* gezeichneten Lage auf. Bei allmählicher Entfernung des Punktes vom Auge tritt dieselbe Erscheinung ein, nur dafs die beiden Punkte, in welche der eine zunächst sich auflöst, nicht neben- sondern übereinander liegen. Anstatt den Punkt zu nähern oder zu entfernen, kann man auch bei festgehaltenem Punkte die Akkommodation des Auges ändern und zwar allmählich alle Stufen vom möglichsten Fernsehen bis zum möglichsten Nahesehen durchlaufen lassen; es zeigt sich dann wieder eine von MEYER genau beschriebene regelmäfsige Reihenfolge verschiedener Doppelbilder um so deutlicher, je unpassender die Akkommodation. Nähert man ein aus zwei Linien gebildetes Kreuz dem Auge, so verdoppelt sich zunächst die vertikale Linie (*b* entsprechend), später auch die horizontale (*c* entsprechend); umgekehrt verhält es sich bei allmählicher Entfernung des Kreuzes aus der deutlichen Sehweite. Stellt man mehrere Lichter hintereinander auf und fixiert mit einem Auge das vorderste, so erscheinen die folgenden doppelt und weiter vervielfältigt, je ferner sie dem Auge. Was nun die Erklärung dieser Diplopie und Polyopie mit einem Auge anlangt, so ist, wie HELMHOLTZ zuerst hervorgehoben hat, die Quelle der beschriebenen Erscheinungen entschieden eine mehrfache, und somit eine gemeinsame Erklärung aller, wie sie früher stets angestrebt wurde, nicht möglich.

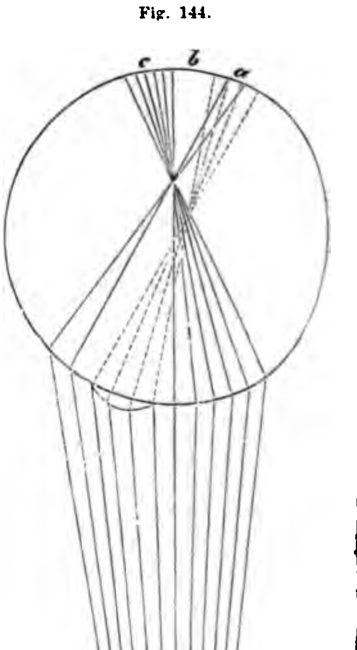
Die Erscheinungen der *diplopia monophthalmica* sind schon sehr lange bekannt; eine Erklärung hat zuerst TH. YOUNG versucht, indem er sie von Ungleichförmigkeiten der vorderen Linsenfläche ableitete. PURKINJE, welcher sie sehr ausführlich beschreibt, sucht ihre Entstehung aus Hornhautfacetten zu erklären. Ein entschieden irriger Versuch sie zu deuten wurde von STELLWAG v. CARION gemacht. Derselbe glaubt die Erscheinung auf eine doppeltbrechende Kraft des Glaskörpers, welche der letztere wie ein Glaswürfel in der FRESNELschen Presse bei der Kompression durch den Akkommodationsapparat erlangen sollte, zurückführen zu können. Abgesehen von der physikalischen Unwahrscheinlichkeit, dafs eine Flüssigkeit, wie der Glaskörper eine ist, überhaupt auf dem vermuteten Wege ein doppeltbrechendes Vermögen erlangen könne, und dafs er dieselbe in so hohem Grade durch einen verhältnismäfsig so geringen Druck, wie ihn die Akkommodationsmuskulatur auszuüben imstande ist, erlange, läfst sich, wie von GUT unter FICKS Leitung geschehen ist, nachweisen, dafs nicht einmal die zu erklärenden Thatsachen mit STELLWAGS Theorie in Einklang zu bringen sind. Ebensowenig bestätigt sich STELLWAGS Behauptung, dafs die verschiedenen Bilder von verschieden polarisiertem Lichte entworfen seien.[1]

Es sind streng zu scheiden Doppelbilder, welche vergänglich sind, ihrer Zahl und Anordnung nach demselben Auge bald so,

[1] TH. YOUNG, *Philosoph. Transact.* for the year 1801. Part. I. p. 43. — PURKINJE, *Beitr. zur Kenntn. d. Sehens.* Prag 1819. p. 113; *Neue Beitr.* Berlin 1825. p. 139. — STELLWAG v. CARION, *Denkschr. d. k. k. Akad.* Math.-natw. Cl. 1853. Bd. V. 2. p. 1. — GUT, Inaug. Dissert. mitgeteilt v. A. FICK, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1853. Bd. IV. p. 395. — HELMHOLTZ, a. a. O. p. 146.

bald so sich zeigen, mit jedem Blinzeln der Augenlider sich verändern, und zweitens konstante Doppelbilder, welche unter allen Verhältnissen demselben Auge immer in gleicher Form erscheinen. Die Entstehung der ersten Klasse von Erscheinungen, der vergänglichen Doppelbilder, ist von A. FICK[1] richtig aus der Gegenwart zufälliger Veruneinigungen auf der Hornhaut, insbesondere Thränentropfen, Partikelchen des MEIBOMschen Drüsensekretes abgeleitet worden. Es entsteht notwendig eine Diskontinuität, eine einfache oder mehrfache Spaltung des bei mangelhafter Akkommodation auf der Netzhaut entworfenen Zerstreuungskreises eines Leuchtpunktes, sobald ein Teil des die Hornhaut treffenden divergierenden Strahlenbüschels infolge einer vorhandenen Erhabenheit oder sonstigen Unregelmäſsigkeit eine etwas andre Ablenkung erfährt als der übrige. Folgende schematische Fig. 144 veranschaulicht diesen Satz. *a* und *c* sind die durch den Zwischenraum *b* getrennten Zerstreuungskreise des auf die brechende Fläche treffenden Strahlenbüschels (dessen Vereinigungspunkt vor der auffangenden Fläche liegt), sobald ein Teil des Büschels durch die gezeichnete partielle Erhebung der brechenden Fläche eine stärkere Ablenkung erfährt. FICK hat überdies den faktischen Beweis für diese Erklärung an der *camera obscura* geliefert, deren Zerstreuungsbild eines leuchtenden Punktes bei falscher Einstellung durch einen oder mehrere auf die Vorderfläche des Objektivs gebrachte Öltropfen in gleicher Weise in diskrete Partien gespalten wurde, wie die Netzhautbilder. Aus der Ablenkung der Lichtstrahlen durch die Thränenflüssigkeit erklärt sich auch noch ein andres bekanntes Phänomen, die langen nach oben und unten von einem leuchtenden Gegenstand ausgehenden Strahlen, welche bei beträchtlich verengter Lidspalte zum Vorschein kommen. H. MEYER[2] hat dieselben aus der Brechung des Lichtes in dem Wall von Thränenfeuchtigkeit erklärt, welcher durch das Vorschieben der Lider an deren Rand entsteht und seiner äuſseren

Fig. 144.



[1] FICK, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1854. Bd. V. p. 277.
[2] H. MEYER, POGGENDORFFs *Annal.* 1853. Bd. LXXXIX. p. 429 u. 540.

taltung nach eine ununterbrochene Reihe von Viertelcylindern
tellt. Eine besondere Erklärung erfordern die konstanten
pelbilder, welche in immer gleicher Form bei reiner Hornhaut
tehen. HELMHOLTZ machte darauf aufmerksam, daſs die oben ab-
ldete Strahlenfigur an den strahligen Bau der Linse erinnert,
wies wirklich nach, daſs Zahl und Lage der Strahlen mit der-
gen der entoptisch wahrzunehmenden strahlenförmigen Streifen
ler Linse übereinstimmt (s. unten). Nach DONDERS ruft jeder
tor der Linse ein eignes Bild hervor, welches bei unrichtiger
kommodation in der Richtung der Strahlen verlängert erscheint,
diese Bilder liegen im normalen Auge nahezu auf der-
en Achse; aber die Brennweite ist einigermaſsen verschieden, so
die Bilder sich nicht vollkommen decken. Die Verlängerung
Strahlenfigur in senkrechter oder horizontaler Richtung je
dem Akkommodationszustand ist eine Folge des von der
mmetrie der Hornhaut abhängigen Astigmatismus, welche sich
den oben gegebenen Erläuterungen leicht ableiten läſst. Was
als Haarstrahlenkranz bezeichnete Erscheinung betrifft, so ist
sichere Erklärung dafür noch nicht gewonnen. Es ist mög-
, daſs die Thränenschicht auf der Cornea dieselbe hervor-
gen kann; wahrscheinlicher entsteht sie nach HELMHOLTZ durch
ffraktion des Lichts an den unregelmäſsigen Rändern der
pille. Andre haben sie auf Diffraktion durch die Fasern der
rnhaut oder Kristalllinse zurückzuführen gesucht; HELMHOLTZ
lerlegt diese Ansicht, glaubt aber, daſs diese beiden Gebilde
ht vollkommen durchsichtig sind und mithin neben der
elmäſsigen Brechung des Lichtes eine teilweise diffuse Zer-
euung desselben bedingen.[1] Er führt dafür an, daſs die Linse
l Hornhaut weiſslich getrübt erscheinen, sobald man auf ihnen
ch eine Sammellinse starkes Licht konzentriert, und erklärt aus
ser unregelmäſsigen Zerstreuung die bekannte Thatsache, daſs bei
trachtung eines intensiven Lichtes vor einem schwarzen Grunde
zterer von einem nebeligen weiſsen Schimmer bedeckt erscheint.
eses Phänomen kann aber ebenso gut von einer partiellen diffusen
iegelung von seiten der Retina erklärt werden; daſs das helle
tzhautbild einer Flamme z. B. in der That einen Teil des
chtes diffus nach der übrigen Netzhaut zurückwirft, ist schon oben
sprochen.

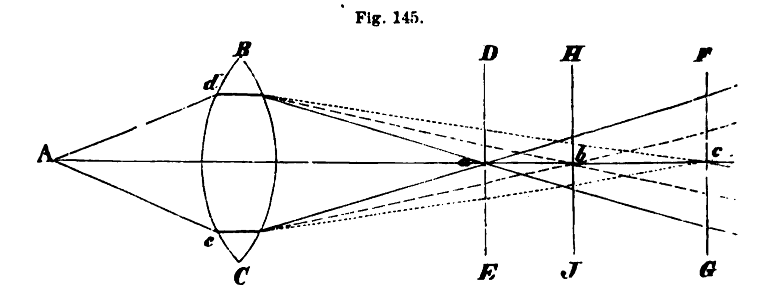
§ 118.

Chromatische Abweichung des Auges. Man bezeichnet
it dem Namen: chromatische Abweichung oder Chromasie die

[1] Vgl. HELMHOLTZ, a. a. O. p. 142. — SNELLEN u. LANDOLT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, rausgegeb. v. A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. III. 1. p. 165. — DONDERS, *Anomalien d. Accomodation u. Refraction* etc. p. 170.

bei jeder einfachen Linse leicht zu beobachtende Erscheinung farbiger Säume um die von ihr erzeugten Bilder weifser Objekte. Wir deuten nur kurz die physikalische Erklärung dieses Phänomens an. Es ist bedingt durch die verschiedene Brechbarkeit der verschiedenen Farbenstrahlen, also der Lichtwellen von verschiedener Länge, aus denen das weifse Licht zusammengesetzt ist. Ihrer Brechbarkeit nach ordnen sich die verschiedenen Farbenstrahlen in absteigender Reihenfolge: violett, blau, grün, gelb, orange, rot; Violett wird durch brechende Medien am weitesten, Rot am schwächsten abgelenkt. Daraus erfolgt notwendig, dafs ein aus diesen Farben gemischter weifser Lichtstrahl bei seinem Durchgang durch eine Linse in seine Komponenten zerlegt wird und diese Komponenten der genannten Reihenfolge ensprechend in verschiedenem Grade von dem Wege des einfallenden gemischten Strahles abgelenkt werden. Geht von einem vor der Linse befindlichen Leuchtpunkt *A* (Fig. 145) ein Kegel weifser Strahlen zu der Linse *BC*,

Fig. 145.



so wird jeder Strahl in der Linse in seine farbigen Komponenten zerlegt, welche unter sich divergierend hinter der Linse weiter gehen; die Figur stellt dies für die Randstrahlen *Ad* und *Ae* dar; der Einfachheit wegen sind indessen nur Komponenten gezeichnet. deren äufserste am schwächsten abgelenkte die roten Strahlen, die innersten am stärksten abgelenkten die violetten Strahlen, die mittleren Strahlen von mittlerer Brechbarkeit also die gelben vorstellen. Es ergibt sich ferner aus der Figur, dafs (abgesehen von der sphärischen Aberration) alle die Strahlen, in welche die von einem Punkt *A* ausgegangenen zerlegt worden sind, sich unmöglich wieder in einem einzigen Brennpunkt vereinigen können, sondern dafs die Strahlen jeder Farbe für sich besondere Brennpunkte bilden müssen. Die am stärksten abgelenkten violetten Strahlen konvergieren hinter der Linse am beträchtlichsten, ihr Vereinigungspunkt *a* liegt daher der Linse am nächsten; die roten am schwächsten abgelenkten Strahlen konvergieren am schwächsten, ihr Brennpunkt *c* liegt daher am weitesten von der Linse entfernt; der Vereinigungspunkt *b* der im mittleren Grade abgelenkten gelben Strahlen

ſs zwischen a und c in der Mitte liegen. Wollen wir nun das
ld des Punktes A hinter der Linse auffangen, so können wir
ne Stelle für den auffangenden Schirm finden, an welcher der-
be ein farbloses punktförmiges Bild erhielte; wir mögen ihn in
ı Brennpunkt der violetten, gelben oder roten Strahlen setzen,
mer bilden sodann die übrigen Strahlen vor oder nach ihrer Ver-
igung farbige Zerstreuungskreise. Setzen wir ihn so ($D\,E$), daſs
Brennpunkt a der violetten Strahlen in seine Ebene fällt, so
ffen ihn die roten und gelben Strahlen konvergierend, und wir
ıalten ein farbiges Zerstreuungsbild, in welchem Rot den äuſsersten
um, Violett die Mitte bildet. Verlegen wir den Schirm nach
G, so daſs der Brennpunkt c der roten Strahlen in seine Ebene
lt, so erhalten wir, da ihn hier die violetten und gelben Strahlen
ch ihrer Vereinigung divergierend treffen, wiederum ein farbiges
rstreuungsbild, aber mit veränderter Farbenordnung, mit rotem
ntrum und violettem Saum. Verlegen wir ihn endlich in den
ennpunkt der gelben Strahlen b ($H\,J$), so treffen ihn die violetten
rahlen divergierend, die roten noch konvergierend, wir erhalten
o wiederum ein Zerstreuungsbild, in welchem jedoch die einzelnen
rben nicht in der Weise, wie bei den vorherbeschriebenen Lagen,
sondert erscheinen können, da, wie die Figur zeigt, an den beider-
itigen Grenzen des Zerstreuungskreises rote und violette Strahlen
ch schneiden. Daſs der Zerstreuungskreis an dieser Stelle den
ringsten Durchmesser hat, das Bild daher am hellsten erscheinen
ird, folgt ebenfalls aus der Figur ohne weiteres.

Aus der Physik ist bekannt, daſs man die Fehler der Chro-
asie bei Linsensystemen bis zum unmerklichen verkleinern kann,
dem man statt einer homogenen bikonvexen Linse eine Kombi-
tion aus einer bikonvexen mit einer konkav-konvexen Linse her-
ellt, von denen erstere aus dem schwächer zerstreuenden Crown-
as, letztere aus dem mit stärkerem Zerstreuungsvermögen begabten
intglas besteht. Es wäre denkbar, und ist wirklich behauptet
rden, daſs in dem dioptrischen Apparat unsers Auges durch seine
ısammensetzung aus verschiedenen brechenden Medien jener Fehler
llig beseitigt, vollkommene Achromasie erreicht wäre. Dies ist
dessen nicht der Fall, wie die subtilen Untersuchungen von
AUNHOFER und andern Physikern zur Evidenz gezeigt haben.
ırch einige einfache Versuche läſst sich die chromatische Ab-
ichung des Auges leicht zur Wahrnehmung bringen, wenn dieselbe
ch infolge des geringen Dispersionsvermögens der brechenden
edien des Auges weit weniger auffallend ist als bei den Glaslinsen.
ıſs die Vereinigungspunkte der roten, blauen u. s. w. Farben-
ahlen auch im Hintergrund des Auges nicht zusammen, sondern
derselben Ordnung, wie bei einer künstlichen Linse, hintereinander
llen, läſst sich bei der Fixierung feiner Linien, z. B. einer Mikro-
eterteilung, beweisen. Die genaue Wahrnehmung der Linien fordert

eine andre Akkommodation, wenn sie von rotem Lichte beleuchtet sind, eine andre, wenn sie bei gleicher Helligkeit von violettem Lichte beleuchtet sind, oder bei unverändertem Akkommodationszustand des Auges eine verschiedene Annäherung an dasselbe. Nach FRAUNHOFERS Messungen muſs für ein Auge, welches in unendlicher Entfernung ein Objekt von der Farbe der Linie *C* des Spektrums (zwischen Rot und Orange) deutlich sieht, ein Objekt von der Farbe der Linie *G* (zwischen Indigoblau und Violett) auf 18—24″ genähert werden, um deutlich gesehen zu werden. HELMHOLTZ fand bei seinem Auge die gröſste Sehweite für rotes Licht 8′, für violettes $1^1/_2$′, für Ultraviolett (s. unten) nur einige Zolle. Es gelingt aber auch leicht, die farbigen Zerstreuungskreise wahrzunehmen, welche bei der Betrachtung weiſser Objekte entstehen, besonders wenn das Auge für sie nicht akkommodiert ist, oder dieselben jenseits des Fernpunktes oder diesseits des Nahepunktes liegen. Sehr deutlich erscheinen die Farbensäume um ein helles Objekt, wenn man während der Betrachtung desselben z. B. durch eine vorgeschobene Messerklinge die halbe Pupille bedeckt, ein Faktum, welches schon NEWTON bekannt war. Der Grund der deutlichen Erscheinung der Farbensäume unter dieser Bedingung ist leicht nachzuweisen. Stellt *BC* in Fig. 145 die Brechungskörper des Auges dar, und befindet sich die Netzhaut in *HJ*, wie dies bei richtiger Akkommodation für den Punkt *A* der Fall ist, so kompensiert sich die Farbenzerstreuung des Strahles *Ad* teilweise durch die des Strahles *Ae*, indem, wie wir oben erwähnten, die Zerstreuungskreise der verschiedenen Farben beider Strahlen zum Teil sich decken. Bringen wir aber durch Verdeckung der halben Pupille z. B. den Strahl *Ad* mit seinen farbigen Zerstreuungsstrahlen in Wegfall, so wirken auf die Netzhaut nur die nebeneinander auftreffenden Farbenstrahlen von *Ae*. Bringen wir *Ae* in Wegfall, so wirken umgekehrt nur die nicht durch Vermischung gestörten farbigen Zerstreuungskreise von *Ad*. Daſs die Ordnung der Farben die umgekehrte sein muſs, wenn wir die obere, als wenn wir die untere Hälfte der Pupille bedecken, leuchtet aus der Figur ohne weitere Erörterung ein. Ein andrer instruktiver Versuch ist folgender. Man bringe vor eine enge Öffnung in einem dunklen Schirm ein violettgefärbtes Glas und betrachte die Öffnung gegen das Sonnenlicht. Da solche gefärbte Gläser die mittleren Strahlen des Spektrums fast vollständig absorbieren und nur die brechbarsten violetten und die wenigst brechbaren roten vollständig durchlassen, so repräsentiert das Loch einen leuchtenden Punkt, von welchem diese beiden in bezug auf ihre Brechbarkeit extremen Lichtstrahlen ausgehen. Akkommodiert sich nun das Auge für die roten Strahlen (liegt also die Netzhaut in *FG*), so erscheint die Öffnung als roter Punkt mit violettem Hof; akkommodiert es sich für die violetten Strahlen (liegt die Netzhaut in *DE*), so erscheint umgekehrt ein violetter Punkt mit rotem Hof;

nimmt es eine mittlere Akkommodation an (*HJ*), so erscheint die Öffnung in der Mischfarbe.

Beim gewöhnlichen Sehen bringt die Chromasie des Auges keine Störung hervor; dieselbe ist so gering, daſs sie bei richtiger Akkommodation des Auges auf den betrachteten Gegenstand gar nicht bemerkbar wird und selbst bei falscher Akkommodation, wenn sich also die Netzhaut z. B. in *DE* oder *FG* befindet, eine scharfe aufmerksame Prüfung der Gesichtsempfindung zur Wahrnehmung der farbigen Säume erforderlich ist.[1]

§ 119.

Funktion der Iris.[2] Die Regenbogenhaut mit ihrer der Erweiterung und Verengerung in weitem Umfange fähigen Öffnung, der Pupille, bildet in mehrfacher Beziehung einen wichtigen Korrektionsapparat des Auges. Sie dient als Diaphragma zur Korrektion der sphärischen Aberration, soweit dieselbe bei der Form der brechenden Flächen des Auges in Betracht kommt. Daſs sie möglicherweise bei der Akkommodation des Auges, wenigstens durch mittelbare Unterstützung des eigentlichen Akkommodationsmuskels, des *tensor chorioideae*, beteiligt ist, wurde bereits erörtert. Eine wichtige dritte Aufgabe, die Regulierung der Lichtstärke der Netzhautbilder, werden wir jetzt noch in Betrachtung ziehen. Die Pupille zieht sich zusammen, wenn intensive Lichteindrücke die Netzhaut erregen, sie erweitert sich, wenn die Lichtstärke der Bilder eine geringe ist; die Veränderung des Pupillendurchmessers ist dem Wechsel der Intensität der Beleuchtung der betrachteten Objekte proportional. Betrachten wir ein helles Objekt, so läſst die sich verengende Pupille nur einen schmalen Strahlenkegel, welcher die Netzhaut vermöge seiner Intensität genügend zu erregen imstande ist, durch die Linse treten; beim Sehen im Dunkeln wird durch die sich erweiternde Pupille der eintretende Strahlenkegel möglichst vergröſsert, um durch die Menge der zur Netzhaut gelangenden Strahlen die geringe Helligkeit derselben zu kompensieren. Die Verengerung der Pupille bei gleichstarker Helligkeit des betrachteten Objektes ist um so geringer, auf je weiter seitlich gelegene Partien der Netzhaut sein Bild fällt, am beträchtlichsten, wenn es in den Endpunkt der Gesichtslinie, die *fovea centralis*, fällt. Daſs sich die Pupille bei Betrachtung naher Objekte verengt, bei Betrachtung entfernter erweitert, ist bereits S. 388 auseinandergesetzt; wir haben aber dort auch bereits gesehen, daſs nach E. H. Webers Ermittelungen diese Veränderungen des Pupillendurchmessers von der Akkommodationsveränderung unabhängig ist, daſs

[1] Vgl. Helmholtz, a. a. O. p. 125. — A. Fick, *Med. Physik*. Braunschweig. 1. Aufl. 1856. p. 816.

[2] E. H. Weber, *Summa doctrinae de motu iridis, Annot. anatom. et physiol. Progr. coll.* Fasc. III. p. 79. — J. Budge, *Über d. Beweg. d. Iris*. Braunschweig 1855.

die Verkürzung des Kreismuskels der Iris, welche eine Verengerung der Pupille bewirkt, eine mit der Kontraktion des *musculus rectus internus* (welcher bei Betrachtung naher Objekte das Auge, nach innen dreht) associierte Bewegung ist. Die Verengerung der Pupille bei Betrachtung naher, die Erweiterung bei Betrachtung ferner Objekte bringt ebenso eine für das Sehen wichtige Regulierung der Intensität des Lichteindruckes auf die Retina hervor, da ja von einem leuchtenden Punkt, wenn er dem Auge entfernt ist, notwendig eine geringere Anzahl der divergierend von ihm ausgehenden Strahlen das Auge trifft, als wenn derselbe dem Auge nahe ist. Ferner ist für das menschliche Auge sicher konstatiert, daſs im Schlafe die Pupille sich beträchtlich verengt, und zwar ganz zweifellos infolge einer anhaltenden Kontraktion ihres Kreismuskels[1], des *sphincter pupillae*; bei winterschlafenden Tieren ist dagegen das Verhalten der Pupille noch fraglich. Nach den Angaben einiger Beobachter soll dieselbe erweitert sein, aus VALENTINS[2] Mitteilungen über die Pupille winterschlafender Murmeltiere läſst sich jedoch eher das Gegenteil entnehmen. Endlich ist hervorzuheben, daſs, wie KUSSMAUL[3] im Anschluſs an die interessanten Beobachtungen, welche Cl. BERNARD und BROWN-SÉQUARD über die Bewegungserscheinungen am Kopfe nach Änderungen der Blutströmung angestellt hatten, ermittelt haben will, die Blutströmung einen konstanten Einfluſs auf die Bewegungen der Iris ausübt. Abschneidung der Zufuhr arteriellen Blutes zum Kopfe durch Kompression der Karotiden oder des *truncus anonymus* bewirkt nach ihm bei Kaninchen im ersten Moment regelmäſsig rasche Verengerung der Pupille (sowie auch der Lidspalte, der Nasenlöcher u. s. w.), einige Zeit darauf jedoch Erweiterung. Die Wiederherstellung und Vermehrung des arteriellen Zuflusses ist jederzeit von einer beträchtlichen Dilatation der Pupille begleitet. Druck auf die Jugularvenen, also Stauung des venösen Blutes im Kopfe, bewirkt zuweilen Verengerung, der Wiederabfluſs Erweiterung der Pupille. In betreff menschlicher Augen liegen Mitteilungen von HENSEN[4] vor, welcher an sich selbst gefunden hat, daſs sich seine Pupillen rhythmisch mit dem Radialpulse, aber gegen denselben etwas verspätet, zusammenziehen. Auf welche Weise Blutzirkulation und Irisbewegung miteinander verknüpft sind, ist noch keineswegs in ganzem Umfange klar. Daſs Momente rein mechanischer Natur mitspielen können, hat verstärkte Wahrscheinlichkeit gewonnen, seit MOSSO[5] an toten Kaninchenaugen

---

[1] GRUENHAGEN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXX. p. 481.

[2] VALENTIN, MOLESCHOTTS *Unters. zur Naturlehre des Menschen u. der Thiere.* 1876. Bd. XI p. 450.

[3] A. KUSSMAUL, *Unters. üb. d. Einfl., welchen die Blutströmung auf die Bewegungen der Iris etc. ausübt.* Inauguraldissert. Würzburg 1855.

[4] HENSEN u. VOELCKERS, *Experimentalunters. üb. d. Mechanismus d. Accommodation.* Kiel 1868. p. 22.

[5] MOSSO, *Sui movimenti idraulici dell' iride* etc. Torino 1875.

bewiesen hat, dafs die Einspritzung der Irisgefäfse und die damit verknüpfte Ausweitung und Dehnung derselben von einer deutlichen Pupillenverengerung begleitet wird. Anderseits wird aber auch nicht vergessen werden dürfen, dafs Änderungen der Blutzirkulation auch in den Erregungszuständen der Irismuskulatur und der sie versorgenden Nerven Modifikationen herbeizuführen vermögen, welche von Einflufs auf die Weite der Pupille sein müssen. Ganz ähnliche Überlegungen würden in Frage zu ziehen sein, wenn den von VIGOUROUX[1] und von HENSEN[2] behaupteten Beziehungen zwischen Irisbewegung und Respiration eine Gültigkeit zugesprochen werden müfste. Nach VIGOUROUX findet bei jeder tiefen Ein- und Ausatmung eine Pupillendilatation statt und sollen überhaupt auch andre kräftige Muskelbewegungen von Veränderungen des Pupillendurchmessers begleitet sein; HENSEN gibt dagegen an, dafs in seinen Augen bei etwas energischer Atmung der Beginn der Exspiration jedesmal durch eine Verengerung, derjenige der Inspiration durch eine Erweiterung der Pupille angezeigt wird.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dafs der Mechanismus der Iris durch sehr verschiedene Umstände in Thätigkeit versetzt wird. Von welcher Natur dieser Mechanismus ist, kann jedoch noch keineswegs als festgestellt angesehen werden. Nach einer landläufigen Anschauung soll derselbe auf dem wechselnden Spiel zweier antagonistischer Muskelsysteme, eines zirkulärfaserigen *sphincter* und eines radiärfaserigen *dilatator pupillae* beruhen. Abgesehen von den begründeten histologischen Zweifeln, denen die Existenz des letztgenannten Muskels unterworfen ist (s. o. p. 333), steht die obige Annahme aber auch in direktem Widerspruch mit Thatsachen von anerkannter Richtigkeit. Denn erstens wissen wir, dafs die Iris bei Lähmung der in ihr enthaltenen muskulären Zirkulärfasern (Oculomotoriusparalyse) absolut unbeweglich wird — wenn ein Dilatator existiert, kann also von einem schnellen Wechsel verschiedener Kontraktionszustände in demselben, wie ihn das Spiel der Pupille erfordert, keine Rede sein — und zweitens ist, wie Experimente an Tieren lehren, die Pupillenbewegung nur in äufserst unerheblichem Grade eingeschränkt, wenn sämtliche Fasern des Sympathicus, deren Erregung eine Erweiterung der Pupille hervorbringen, durchschnitten worden sind. Alle in normalen Verhältnissen stattfindenden und auf muskuläre Aktion zurückzuführenden Irisbewegungen werden vielmehr ausschliefslich durch Kontraktion und Erschlaffung des Sphinkters bedingt. Wachgerufen wird die Thätigkeit dieses kleinen Ringmuskels aber teils durch Willensimpulse, insofern die Akkommodation willkürlich geändert werden kann und die Kontraktion des *sphincter pupillae* der willkürlichen Verkürzung des inneren geraden Augenmuskels associiert ist, teils kommt sie

[1] VIGOUROUX, *Cpt. rend.* 1863. T. LVII. p. 581.
[2] HENSEN s. bei HENSEN u. VOELCKERS, a. a. O. p. 23.

ohne Zuthun des Willens, meist auf reflektorischem Wege von der Netzhaut aus zustande. Von gröſserer physiologischer Bedeutung ist jedenfalls die zweite Erregungsweise des Sphinkters, da dieselbe offenbar einen regulierenden Einfluſs auf die Lichtstärke der Netzhautbilder ausüben muſs. Die von intensiven Lichteindrücken erregten Sehnervenfasern übertragen im Hirn ihre Erregung auf die Bewegungsnerven des Sphinkters der Pupille und setzen somit selbst den Mechanismus in Gang, welcher sie vor der weiteren störenden Einwirkung relativ zu starker Lichteindrücke zu schützen bestimmt ist. Der komplizierte Nervenapparat der Iris, die peripheren Nervenbahnen, auf welchen die pupillenverengernden und die pupillenerweiternden Nervenfasern verlaufen, die zentralen Ursprungsstätten, von welchen die pupillenbewegenden Impulse ausgehen, sind Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Indessen kann eine Besprechung der hierbei gewonnenen Ergebnisse erst bei der Physiologie des Gehirns und Rückenmarks und der von beiden sich abzweigenden Nerven, insbesondere des Sympathicus, mit Vorteil unternommen werden. Dort können wir auch erst den interessanten Einfluſs des Atropins auf die Muskeln der Iris, die anhaltende Erweiterung der Pupille durch dieses Alkaloid, einer genaueren Betrachtung unterwerfen.

DIE GESICHTSEMPFINDUNGEN.

§ 120.

Lichtwelle und Sehnerv. Nachdem wir in dem vorausgeschickten Abschnitt der physiologischen Optik die Lichtstrahlen auf ihrem Wege durch die brechenden Medien des Auges bis zur Netzhaut begleitet, die Entstehung der Bilder auf derselben mit ihren korrigierten oder nichtkorrigierten Fehlern physikalisch nachgewiesen haben, kommen wir zu unsrer eigentlichen Aufgabe, der Physiologie des Sehnerven, der Erörterung der Thätigkeitsäuſserungen, welche die Lichtwellen an sich und die zu Bildern geordneten Lichtstrahlen bei ihrer Einwirkung auf diesen Nerven hervorrufen. Die erste Frage, welche sich uns entgegenstellt, ist notwendig: Auf welche Weise bringt eine bis zur Netzhaut fortgepflanzte Lichtwelle den Erregungszustand einer Sehnervenfaser hervor, welcher, zum Gehirn fortgeleitet, die Lichtempfindung erzeugt? Es löst sich diese allgemeine Frage bei näherer Betrachtung in eine Anzahl zusammenhängender Einzelfragen auf, die wir jetzt jede für sich erörtern und, so weit es geht, beantworten wollen. Die wunderbare Komplikation des Baues der Netzhaut, die Anzahl verschieden geformter Gewebselemente, welche schichtenweise in ihr hintereinander geordnet sind, muſs ohne weiteres zu der Überzeugung führen,

ſs diese formell verschiedenen Elemente auch funktionell verschiedene ebilde sind, deren Verrichtungen ebenso harmonisch zu einem geeinsamen Effekt ineinandergreifen, als die Verrichtungen der einlnen Teile einer Dampfmaschine. Der gemeinsame Endeffekt, welcher s ihren Einzelverrichtungen resultiert, liegt klar zutage, es kann in andrer sein, als die Umsetzung einer Lichtwelle in einen ervenreiz, und dieses letzteren in einen Nervenerregungsprozeſs. ie Lichtwellen an sich, selbst in ihrer gröſsten Energie als Sonnenrahlen, erregen die Nervenfaser als solche nicht, auch nicht die ehnervenfaser; es muſs daher aus ihnen und durch sie ein andres gens geschaffen werden, welches für die letztere, und wahrscheinlich r jede beliebige Nervenfaser, wenn dieselbe seiner Einwirkung aussetzt würde, die Bedeutung eines Reizes besitzt. So unleugbar die otwendigkeit dieser Umsetzung der Lichtwelle ist, so selbstverständch die Retina der Ort und der Mechanismus ist, welcher mit dieser etamorphose betraut ist, so schwierig und bis jetzt leider nur teilweise f hypothetischem Wege beantwortbar sind die Fragen: In welches gens, in welchen Reiz wird die Undulation des Lichthers umgesetzt? In welcher Schicht, durch welche Elente der Netzhaut, und auf welche Weise geschieht die msetzung und die Einwirkung des neugeschaffenen Reizes auf e Opticusfaser? Wie gestaltet sich hiernach die Funktionshre der Netzhaut im ganzen und ihrer einzelnen Appate im besonderen? Es stehen der Wege mehrere offen, auf welchen an zur Lösung dieser Probleme vorzudringen versuchen kann; gangbar nd leider nur wenige. Es leuchtet ein, daſs wir einem und demselben indernis auf allen begegnen müssen, d. i. der Unkenntnis des organges in der erregten Nervenfaser selbst; solange wir dieses icht beseitigt, das Wesen des Erregungszustandes nicht ergründet aben, wird uns auch in dem zu enträtselnden Getriebe des etinamechanismus nicht allein das Endglied fehlen, sondern auch n volles Verständnis aller übrigen Glieder kaum möglich sein. s wäre indessen immerhin viel gewonnen, wenn wir z. B. erweisen önnten, daſs die Lichtwelle in irgend einem Teil des Apparatenystems einen chemischen oder elektrischen oder thermischen oder echanischen Reiz auslöste, in dessen Wirkungsweise auf die Nervenaser wir bereits einige Einsicht gewonnen haben. Gehen wir den mgekehrten Weg, suchen wir von dem Anfangsglied aus in das Problem einzudringen, indem wir nach den Schicksalen und den otwendigen physikalischen Wirkungen der Lichtwelle auf die Substanz und die einzelnen Konstituenten der Retina forschen, so verlieren wir auch hier sehr bald den Boden unter den Füſsen, indem wir auf empfindliche Lücken in der Kenntnis der chemischen und physikalischen Konstitution der einzelnen Retinaelemente stoſsen. Hat uns auch BRUECKE mit scharfsinniger Analyse die Gesetze der Spiegelung des Lichtes in den Stäbchen der JACOBschen Haut de-

monstriert, so zeigt uns doch gerade die hierauf einst begründete, offenbar irrige Theorie der Funktion dieser Gebilde, daſs wir selbst solche exakte Kenntnis noch nicht sicher zu gunsten des in Rede stehenden Problems verwerten können; es kann, wie wir gleich sehen werden, nicht die wesentliche Bestimmung der Stäbchen sein, das empfangene Licht konzentriert auf die Opticusfasern zurückzuspiegeln.

Eine einzige der oben aufgeführten Fragen, aber leider immer nur eine mehr untergeordnete, ist es, zu deren Lösung die vollständigsten Unterlagen geboten sind, auf welche jetzt schon eine hinreichend sichere, wohlbegründete Antwort gegeben werden kann. Es ist die Frage: Was für Elemente der Netzhaut sind es, welche zur Aufnahme des Lichteindruckes dienen, in welchen die an und für sich den Nerven nicht erregende Lichtwelle in einen Nervenreiz umgewandelt wird? Die Antwort darauf lautet: die Stäbchen und Zapfen der hintersten Retinaschicht sind die Aufnahmeorgane der Lichtwellen, die Endapparate der Sehnervenfasern, welche die Erregung der letzteren durch Licht vermitteln, indem sie aus den in ihre Substanz eingedrungenen Ätherschwingungen irgend einen erregenden Vorgang schaffen und diesen den mit ihnen im Zusammenhang stehenden Opticusfasern zuleiten.

Als Beweis des Gesagten kann zunächst die Thatsache dienen, daſs es jedenfalls nicht die in der innersten Schicht der Retina mit deren Fläche parallel verlaufenden Sehnervenfasern sind, auf welche das Licht direkt und als solches erregend einwirkt. Denn erstens wissen wir, daſs keine andre Nervenfaser, weder eine motorische noch eine sensible, durch Bestrahlung mit selbst höchst intensivem Lichte in den thätigen Zustand übergeführt werden kann; es ist daher auch nicht anzunehmen, daſs hierdurch die Sehnervenfasern, welche den übrigen Nervenfasern in allen wesentlichen Punkten gleichen, zur Aktion werden aufgerufen werden. Wir wissen ferner aber auch, daſs der Sehnervenstamm vollkommen unempfindlich gegen Licht ist, mögen wir es auf die Oberfläche seiner unverletzten lebenden Fasern, oder auf ihren Querschnitt einwirken lassen, während doch Druck, Elektrizität u. s. w. seine Fasern, wie diejenigen aller andren Nerven, mächtig erregt. Wollten wir trotzdem annehmen, daſs das Licht die Faser im Stamme zwar nicht, wohl aber in ihrem Verlaufe in der Retina selbst zu erregen vermöge, so müſsten wir die völlig grundlose unerweisliche Voraussetzung machen, daſs dieselbe Sehnervenfaser in der Retina eine andre als im Opticusstamm sei, nach ihrem Eintritt in die Retina wesentlich andre physikalische oder chemische Eigenschaften, die sie zur Reaktion auf Ätherschwingungen befähigten, annehme.

Das Verschwinden der Primitivscheide und den mehr oder minder vollkommenen Wegfall der sogenannten Markscheide, welcher sich am peripheren und am zentralen Ende aller Nervenfasern zeigt, als

diese wesentliche Veränderung aufzufassen, haben wir nicht den geringsten Anhaltepunkt. Daſs die Lichtwelle dieselbe bleibt, mag sie durch die Luft fortgepflanzt werden oder nach Durchsetzung der brechenden Medien des Auges die Sehnervenfaser erreichen, wird wohl niemand bezweifeln; wir können es also auch der Lichtwelle nicht zuschreiben, daſs sie in der Retina anders als am Stamm auf die Nervenfaser wirkt. Drittens aber können wir sogar direkt beweisen, daſs auch die bereits in die Retina eingetretene Opticusfaser durch Licht nicht erregbar ist; denn ein einfacher unten zu beschreibender Versuch lehrt uns, daſs die Eintrittsstelle des Sehnerven, der ganze Bezirk der Retina, innerhalb dessen die aus dem Stamm kommenden Fasern rechtwinkelig nach allen Seiten in die Fläche der Netzhaut umbiegen, blind ist, daſs keine Lichtempfindung eintritt, wenn auch das konzentrierteste Licht auf diese Stelle fällt. Ein fernerer für sich selbst sprechender Grund gegen die direkte Erregbarkeit der Retinafasern ist der folgende. Entstände die Lichtempfindung durch das Auftreffen der Lichtwellen auf diese Fasern an irgend einer Stelle der Netzhaut, so müſste notwendig eine Stelle, an welcher diese Fasern fehlten, unempfindlich, blind sein; eine solche Stelle existiert aber, wie wir oben gesehen haben, am gelben Fleck. Da nun dieser nicht allein nicht blind, sondern im Gegenteil der bevorzugte Ort der schärfsten Gesichtswahrnehmungen ist, so können die Opticusfasern weder hier noch anderswo die Aufnahmeorgane der Lichtwellen sein, nicht direkt von ihnen erregt werden. Es wäre unsers Erachtens genug mit diesen Gründen, von denen jeder einzelne genügt, den gewünschten Beweis zu liefern; allein es gibt deren noch mehr, und nicht minder vollwichtige.

Die Thatsache, daſs unser Auge wie unser Tastorgan zu räumlichen Wahrnehmungen befähigt ist, daſs zwei von verschiedenen Lichteindrücken getroffene Netzhautpunkte, mögen sie nebeneinander oder entfernter voneinander liegen, zwei gesonderte Empfindungen bedingen, daſs die relative Lage und Entfernung einer Anzahl gleichzeitig getroffener Netzhautpunkte das Moment ist, durch welches wir, wie aus den entsprechenden Tastwahrnehmungen, Vorstellungen von Form und Gröſse der Gesichtsobjekte, auf welche wir die Empfindungen beziehen, erhalten: diese Thatsache zwingt uns zu der Annahme, daſs in der Netzhaut, wie in der äuſseren Haut, eine Mosaik diskreter, isolierter, regelmäſsig nebeneinander geordneter sensibler Punkte als Aufnahmeorgane des äuſseren Reizes existiere. Wir stellen hier vorläufig als Axiom hin, was wir beim Tastsinn für die Haut schon bewiesen haben und unten für die Netzhaut noch beweisen werden. Mit diesem physiologischen Postulat ist die Annahme der direkten Erregung der Opticusfasern während ihres Verlaufes in der Retinafläche vollkommen unvereinbar, räumliche Wahrnehmung durch den Gesichts-

sinn ist undenkbar, wenn die Lichtwelle die Nervenfaser selbst, wo sie dieselbe durchdringt, erregt. Wir müssen notwendig *a priori* die erregbaren Stellen der Fasern ausschließlich an freien regelmäfsig geordneten Enden derselben suchen, die Faser im Verlauf als nicht erregbar durch Licht betrachten, woraus ohne weiteres folgt, dafs wir die Enden nicht als nackt, sondern als bewaffnet mit besonderen Aufnahmeapparaten, welche sie durch Licht erregbar machen, voraussetzen müssen. Diese Notwendigkeit leuchtet aus folgenden Betrachtungen ein. Die Opticusfasern verlaufen in der Retina nicht regelmäfsig nebeneinander, in nicht ausschließlich radialer Richtung vom Eintritt des Stammes aus, sondern (s. o. p. 321 f.) zu Bündeln neben- und hintereinander vereinigt, die Bündel in Form eines spitzmaschigen Netzes angeordnet. Trifft nun ein Lichtstrahl oder der Vereinigungspunkt eines Strahlenbüschels auf eine beliebige Stelle der Netzhaut, so wird er entweder in einen Maschenraum oder auf ein Faserbündel fallen; im ersten Falle könnte er, wenn die hier zu widerlegende Annahme richtig wäre, keine Erregung, also keine Empfindung bewirken; im letzteren Falle dagegen würde er alle Fasern, die er trifft, erregen und dadurch eine Lichtempfindung bedingen. Liegen an dieser Stelle z. B. drei Fasern hintereinander, so würde er bei der Durchsichtigkeit derselben alle drei erregen, an einer andren Stelle vielleicht gleichzeitig sechs oder auch nur eine; derselbe Lichtpunkt würde also gleichzeitig bald eine gröfsere, bald eine geringere Faserzahl in Thätigkeit versetzen, bald gar keine, wenn er in einen Maschenraum oder in den Bereich der *macula lutea* fiele. Wie wäre es hierbei möglich, dafs dieser Lichtpunkt überall dieselbe Lichtempfindung, die immer zu derselben Vorstellung eines objektiven Lichtpunktes führt, hervorriefe? Es kann ja unmöglich die Lichtempfindung, die gleichzeitig von sechs Fasern erzeugt wird, der von nur einer erzeugten gleich sein, der Unterschied kann aber auch nicht blofs in der Intensität beruhen, sondern die Empfindungen müssen auch verschieden extensiv sein, wenn sie von einer verschiedenen Anzahl gesonderter Fasern erzeugt werden. Wer letzteres leugnet, für den existiert keine mögliche Erklärung der räumlichen Wahrnehmung überhaupt, für welche ja die erste unabweisbare Bedingung ist, dafs die von jeder einzelnen Faser im Gehirn erzeugte Empfindung ein besonderes Merkmal trägt, aus welchem die Seele eine Ortsvorstellung bilden kann und für die Empfindung jeder eine besondere Ortsvorstellung bildet. Weiter aber zu andern Widersprüchen. Fällt ein Lichtstrahl erst auf eine Stelle a, dann auf eine Stelle b oder c der Netzhaut, so erzeugt er nacheinander drei Empfindungen, die bekanntlich zu drei verschiedenenen Ortsvorstellungen führen, aus denen wir auf die Bewegung des äufseren Leuchtpunktes schliefsen. Nun kann aber begreiflicherweise sehr leicht der Fall eintreten, dafs die Netzhautpunkte a, b und c im Verlauf einer und derselben Opticusfaser,

oder derselben hintereinander liegenden Fasern sich befinden, so dafs also der Lichteindruck bei seiner Verschiebung von *a* nach *b* und *c* immer dieselbe Faser oder dieselben Fasern erregte; dafs aber unmöglich eine und dieselbe Faser, nacheinander von verschiedenen Stellen ihres Verlaufes aus erregt, die Vorstellungen verschiedener Erregungsorte erzeugen kann, haben wir bei der Lehre vom Tastsinn genügend erwiesen. Endlich wissen wir, dafs, wenn zwei punktförmige Lichteindrücke gleichzeitig auf zwei voneinander entfernte Punkte *a* und *b* der Netzhaut fallen, zwei Empfindungen und die Vorstellung des Auseinanderliegens der äufseren Leuchtpunkte im Raume entstehen. Die Netzhautpunkte *a* und *b* können nun wiederum in dem Verlauf derselben Faser liegen, beide Eindrücke also dieselbe Faser treffen; eine und dieselbe Faser kann aber unmöglich gleichzeitig zwei Eindrücke gesondert leiten und dadurch gesonderte Empfindungen und gesonderte Ortsvorstellungen hervorrufen; folglich können überhaupt die Netzhautfasern in ihrem Verlauf durch das Licht nicht erregt werden, was zu beweisen war.

Schärfer als alle bisher erläuterten Beweisgründe gestattet indessen, wie H. MUELLER[1] zuerst gezeigt hat, eine entoptische Erscheinung den Ort zu bestimmen, welcher die durch das Licht erregbaren Elemente der Retina enthalten mufs. Da die Erscheinung selbst erst unten genauer erläutert werden soll, so können wir hier nur kurz den Gang des Beweises mitteilen. Unter gewissen Bedingungen kann man die Netzhautgefäfse im eignen Auge wahrnehmen, im Sehfeld erscheint dunkel auf hellem Grunde die verästelte Figur der vom *colliculus nervi optici* aus in die Ebene der Netzhaut ausstrahlenden Blutgefäfse genau ebenso, wie dieselbe sich objektiv bei Betrachtung durch den Augenspiegel darstellt. Die ursprüngliche, später verlassene Deutung dieser Schattenfigur, welche von ihrem ersten genauen Beobachter PURKINJE herrührt, ist von MUELLER wieder in ihr volles Recht eingesetzt worden. Derselbe wies zur Evidenz nach, dafs bei allen möglichen Hervorrufungsarten der Figur es der von den Gefäfsen der Retina auf die hinter ihr gelegenen lichtpercipierenden Netzhautelemente geworfene Schatten ist, welcher zur Wahrnehmung kommt, indem wir uns der beschatteten, also nicht erregten Netzhautpartien, welche die Aderfigur bildend zwischen den erleuchteten, also erregten, Partien liegen, bewufst werden; er weist nach, wie mit dieser Deutung, und zwar nur mit dieser, alle Eigenschaften und Erscheinungen der Figur, insbesondere die Art und Richtung ihrer scheinbaren Bewegung bei Bewegung der äufseren sie hervorrufenden Lichtquelle in Einklang zu bringen sind, wie wir unten erörtern werden. Da

[1] H. MUELLER, *Gesammelte u. hinterlassene Schriften zur Anat. u. Physiol. d. Auges*, zusammengestellt u. herausgegeb. v. O. BECKER. I. Bd. Leipzig 1872. p. 27, u. *Verhandl. d. physik. medic. Ges. in Würzburg*. 1855. V. p. 411.

nun, wie die Untersuchung der Netzhaut lehrt, die Gefäſse derselben zum Teil in der Nervenfaserschicht, zum gröſsten Teil aber, besonders die feineren Ramifikationen, in der Nervenzellenschicht und selbst noch tiefer liegen, so ist damit auf das strengste bewiesen, daſs die vor ihnen liegenden Elemente der Retina, also die Opticusfasern und Ganglienzellen durch das äuſsere Licht direkt nicht erregbar sein können, daſs die Aufnahmeorgane der Lichteindrücke hinter den Gefäſsen in den äuſsersten Retinaschichten liegen müssen. Wären die vor den Gefäſsen aufgeschichteten Opticusfasern erregbar durch das Licht, so könnte begreiflicherweise der Gefäſsschatten wohl entstehen, aber unter keiner Bedingung wahrgenommen werden; das ganze Sehfeld würde gleichmäſsig hell erscheinen infolge der Erregung der ganzen Retinaoberfläche. MUELLER hat aber weiter auf scharfsinnige Weise aus demselben Phänomen den Beweis geliefert, daſs die Perceptionselemente in einiger Entfernung hinter den Gefäſsen liegen, und hat durch direkte Bestimmung dieser Entfernung gezeigt, daſs sie mit dem Abstand der äuſsersten Schicht, der Stäbchen- oder Zapfenschicht, genau übereinstimmt, woraus also ohne weiteres zu schlieſsen ist, daſs die Gewebselemente dieser Schicht, die Zapfen und Stäbchen, die Perceptionsorgane des Lichts sind. Diesen Beweis hat MUELLER aus der Verschiebung der Schattenfigur bei Bewegung der äuſseren Lichtquelle und aus der Gröſse dieser Verschiebung geführt. Lägen die Gefäſse auf der percipierenden Schicht unmittelbar auf, so könnte ihr Schatten keine merkliche Verschiebung bei Bewegung der Lichtquelle zeigen; die Verschiebung muſs bei gleicher Verrückung der Lichtquelle um so beträchtlicher sein, je entfernter die Fläche liegt, auf welche der Schatten geworfen, von welcher er, worauf es hier ankommt, percipiert wird. MUELLER maſs die Verschiebung des Schattens eines in der Nähe des gelben Flecks gelegenen Ästchens und berechnete aus den Ergebnissen verschiedener Versuche für diese Gegend einen Abstand der auffangenden Fläche von den Gefäſsen = 0,17 mm bis 0,33 mm; durch Messungen an Retinaquerschnitten fand er die Entfernung der Zapfen und Stäbchen am gelben Fleck von den Gefäſsen 0,2 bis 0,3 mm; die Übereinstimmung ist demnach in betracht der Schwierigkeiten, Schwankungen und Fehlerquellen der Versuche überraschend groſs und hinreichend beweiskräftig. Weiter als diese physiologisch-anatomische Betrachtung führt endlich noch die vergleichend anatomische. V. HENSEN[1] und nach ihm M. SCHULTZE haben gezeigt, daſs bei gewissen niederen Tierarten die Schichten der Retina eine Umlagerung erfahren, wobei die Stäbchen- und Zapfenschicht nicht mehr die äuſserste, sondern gerade die innerste der Cornea zugewendete Lage der Retina bildet,

[1] V. HENSEN, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1865. Bd. XV. p. 155. Dasselbe besonders abgedruckt: *Über d. Auge einiger Cephalopoden*. Leipzig 1865. — M. SCHULTZE, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1869. Bd. V. p. 1.

l dafs von allen Teilen der letzteren nur die den Aufsengliedern höheren Wirbeltiere homologen Bildungen der direkten Lichtwirkung zugänglich, alle übrigen von undurchsichtigem Pigment gehüllt sind. Man kann sich daher kaum des Schlusses erwehren, fs es von den beiden Gliedern, aus welchen Stäbchen d Zapfen sich zusammensetzen, gerade das eigentümlich baute Aufsenglied ist, in welchem sich die Ätherıwingung des Lichts zum Nervenreize umgestaltet. (Vgl. toptische Erscheinung des gelben Flecks. § 134.)

Wenn durch diese schönen Beobachtungen der gesuchte direkte weis für die Bedeutung der Elemente der hintersten Retinaschicht Aufnahmeapparate des Lichts gewonnen ist, so stehen demselben h eine Menge in die Augen fallender Unterstützungsgründe zur ite, welche schon lange vor der Erforschung des Zusammenhanges fraglichen Gebilde mit den Opticusfasern manchen (Treviranus) Überzeugung von dieser ihrer Funktion geführt, andre, wie ucke und Hannover, wenigstens eine gewisse vermittelnde lle ihnen zuzuschreiben bestimmt haben. Wir finden nämlich in Jacobschen Haut alle diejenigen Bedingungen erfüllt, deren ngel wir oben gegen die Erregbarkeit der Opticusfasern selbst rch das Licht geltend gemacht haben. Es fehlen die Stäbchen d Zapfen der blinden Stelle, d. i. der Eintrittsstelle des Opticus; der Stelle des deutlichsten Sehens dagegen, welche der Opticusfasern d der Ganglienzellen ermangelt, treffen wir fast nur diese Schicht, und ar blofs aus Zapfen zusammengesetzt. Vor allem aber entspricht diese hicht vermöge der Anordnung und Lage ihrer Elemente vollkommen n Postulat, welches uns die räumliche Wahrnehmung des Gesichtsnes zu stellen nötigt, dem Postulat einer mosaikartigen Anordnung n sensibeln einer isolierten Erregung fähigen Punkten. Eine solche saik bilden die überall senkrecht zur Retinafläche gestellten bchen und Zapfen in einer der aprioristischen Voraussetzung so llständig entsprechenden Weise, dafs hieraus allein ihre Bedeutung Perceptionsorgane augenscheinlich wird, dafs wir mit dieser Anhme ohne Schwierigkeit die Wahrnehmung von Form und Gröfse r Bilder, von Lage und Entfernung nacheinander oder gleichzeitig e Netzhaut an verschiedenen Punkten treffender Lichteindrücke klären können, was mit Hilfe direkt erregbarer Opticusfasern rein möglich ist. Kurz wir haben alle Ursache, die in Rede stehende erst von Koelliker und H. Mueller angebahnte Auffassung der etinafunktion als eine wohlbegründete zu bezeichnen und werden eselbe darum nicht aufgeben, weil es der histologischen Technik isher mifslungen ist, uns von der Verbindungsweise der als Achsenylinder anzusehenden Stäbchen- und Zapfenfasern mit den Stäbchen nd Zapfen selbst ein klares Bild zu verschaffen.

Dafs die letztgenannten Gebilde wenigstens bei den Wirbeleren und beim Menschen die hinterste (äufserste) und nicht die

vorderste Schicht der Retina bilden, kann selbstverständlich bei der vollkommenen Durchsichtigkeit des vor ihnen gelegenen Netzhautteils nicht bedenklich machen, ihnen gerade die Bedeutung percipierender Elemente zuzuerkennen.

Nach alledem stehen wir nicht an die Lehre von der Wirkung des Lichts auf die Retina in folgender Weise auszusprechen. Die durch den Glaskörper bis zur Netzhaut fortgepflanzten Lichtwellen passieren, ohne irgend einen physiologischen Effekt hervorzurufen, die inneren Schichten der Retina bis zu der letzten, der Stäbchen- und Zapfenschicht. Die in die Substanz eines Zapfens oder Stäbchens eingedrungene Lichtwelle schafft hier durch ihre chemische oder physikalische Einwirkung auf dieselbe einen von ihrer eignen Natur völlig differenten chemischen oder physikalischen Vorgang, welcher, auf irgend eine Weise auf die nervöse Radialfaser des betreffenden Stäbchens (oder Zapfens) übertragen, von dieser fortgeleitet eine Ganglienzelle erreicht, und hier in einen Nervenprozeſs umgesetzt wird, welcher in der aus der Ganglienzelle entspringenden Opticusfaser zum Gehirn eilt, um dort die Empfindung des Lichts zu erzeugen.

In welcher Weise die peripheren Endapparate des Sehnerven die Schwingungen der Ätheratome in Nervenbewegung umzusetzen vermögen, ist zur Zeit noch nicht anzugeben. Wir wissen freilich, daſs die Bestrahlung der Retina in bestimmten Elementen derselben bestimmte Veränderungen hervorruft. Denn erstens ist nachgewiesen worden, daſs die Fuscinkörnchen des Pigmentepithels während der Belichtung zwischen die Auſsenglieder der Stäbchen und Zapfen bis zu den Innengliedern vordringen, bei Entfernung des Lichtreizes dagegen wieder nach dem Zellkörper zurückflieſsen.[1] Das Licht löst somit eine Protoplasmabewegung in dem pigmentierten Retinaepithel aus, welche den fadenförmigen Ausläufern derselben in die Stäbchen- und Zapfenschicht (s. o. p. 315) einen Strom von Pigmentkörnchen zuführt. Aber wenn dieser interessante Vorgang auch in Gebilden abläuft, welche den präsumptiven Endorganen des Opticus unmittelbar aufsitzen, so braucht derselbe darum noch nicht mit dem eigentlichen Sehakte in Beziehung zu stehen, sondern kann möglicherweise nur die Bedeutung haben, die Lichtwirkung durch Herstellung einer Art von Lichtschirm auf die gerade betroffenen Stäbchen und Zapfen zu beschränken. Zweitens haben die Arbeiten von CZERNY, namentlich aber diejenigen von BOLL und KÜHNE[2], das Stattfinden eines photochemischen Prozesses, wie er zuerst von

[1] Vgl. CZERNY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1867. Bd. LVI. p. 409. — W. KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1878. Bd. I. p. 21. 101. 411; HERMANNS *Handb. d. Physiol.* 1879. Bd. III. p. 332.

[2] CZERNY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1867. Bd. LVI. p. 409. — BOLL, *Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1876. p. 783. — KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1878. Bd. I, 1882. Bd. II, 1880. Bd. III; HERMANNS *Handb. d. Physiol.* 1879. Bd. III. p. 235.

lóser[1] vermutungsweise angenommen wurde, in der beleuchteten
letina aufser Zweifel gestellt. CZERNY hatte blendendes Licht
ängere Zeit in die Augen lebender Tiere fallen lassen und nach
Tötung derselben die *membrana pigmenti* unterhalb der betroffenen
Retinapartien entfärbt gefunden. BOLL verdanken wir die viel be-
leutsamere Entdeckung, dafs der in den Aufsengliedern der Retina-
täbchen enthaltene Farbstoff, der Sehpurpur oder das Rhodopsin,
nter dem Einflusse diffusen Tages- oder Sonnenlichts gebleicht
vird. Ob indessen CZERNYS Wahrnehmungen auf den normalen
hne Blendung sich vollziehenden Sehakt angewandt werden dürfen,
nterliegt gerechten Bedenken, und eine offene Frage ist es auch,
b selbst die Bleichung des Sehpurpurs mit der Erregung der Seh-
ervenendigungen irgendwie wesentlich verknüpft ist. Denn auf-
älligerweise entbehren die Aufsenglieder der Zapfen, also gerade
lerjenigen Elemente, welche beim Menschen die Stelle des
chärfsten Sehens auf der Retina ausschliefslich einnehmen, des
Sehpurpurs ganz, bleibt ferner die Bleichung des letztern unter der
Einwirkung gewisser unser Auge sehr stark erregender Lichtstrahlen,
lerjenigen des gelben Natriumlichts, vollkommen aus oder vollzieht
sich mindestens ungemein langsam, geht aufserdem das Sehvermögen
überhaupt nicht verloren, wenn die Retina infolge anhaltender
starker Belichtung während des Lebens ihres roten Farbstoffs ganz
beraubt worden ist[2], und kennen wir endlich Tierarten[3] (Hühner,
Tauben, alle Wirbellosen), deren Netzhäute des Sehpurpurs über-
haupt ermangeln. Man kann daher zweifeln, ob die zuerst von
BOLL beobachtete Farbenänderung belichteter Netzhäute ein Vorgang
von allgemeiner Bedeutung ist, und ob der ihr entsprechende photo-
chemische Prozefs also überhaupt in einer direkten Beziehung zu
dem Erregungsprozesse der Sehnervenendigung steht. Mit diesem
Bedenken, welche nur vor dem Glauben warnen sollen, dafs schon
jetzt die Natur des von MOSER vermuteten photochemischen
Prozesses in der Retina erkannt worden sei, ist natürlich nichts
Prinzipielles gegen die von MOSER aufgestellte Hypothese an und
für sich beigebracht. Denn es ist immerhin möglich, dafs neben
der sichtbaren Zersetzung des BOLLschen Sehpurpurs und unabhängig
von derselben ein andrer photochemischer Prozefs abläuft, dessen
Vorhandensein sich unserm Auge durch kein optisches Merkmal
verrät; ebenso möglich ist freilich aber auch, dafs die Lichtstrahlen
in den Stäbchen einen elektrischen Reiz schaffen, dafs ein
thermischer Reiz erweckt wird (DRAPER[4]), dafs eine Art von
Vibration in der lichtempfindlichen Substanz erzeugt wird, wie von

[1] MOSER, POGGENDORFFs *Annal.* 1842. Bd. LVI. p. 177.

[2] KÜHNE, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 257; HERMANNS *Handb. d. Physiol.* 1879. Bd. III. p. 263.

[3] KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1878. Bd. I. p. 119.

[4] DRAPER, *Human physiology.* 1856. p. 382; vgl. auch CZERNY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1867. Bd. LVI. p. 409.

NEWTON und SEEBECK vermutet, von ZENKER[1] weiter ausgeführt worden ist, aber eben nur denkbar und möglich. Denn wenn auch von verschiedenen Seiten her[2] nachgewiesen worden ist, daſs die elektrischen Spannungen, welche sowohl dem frisch ausgeschnittenen Bulbus als auch der isolierten Netzhaut eigentümlich sind, wohlcharakterisierte Änderungen erfahren, sobald die letztere beleuchtet wird, und wenn auch kaum zweifelhaft sein dürfte, daſs jede Absorption von Licht in der *membrana pigmenti* mit Wärmeproduktion verknüpft ist, so ist mit diesem Nachweis und mit diesem Zugeständnis doch noch nichts über die Beziehung der elektrischen und thermischen Vorgänge zu dem nervösen Prozeſs, speziell nichts darüber ausgesagt, ob die ersteren den letzteren verursachten. Als eine wichtige Bereicherung unsrer Kenntnisse über die materiellen Vorgänge in der vom Lichte getroffenen Retina registrieren wir endlich die Entdeckung ENGELMANNS[3] von der Kontraktilität der Zapfeninnenglieder und der Auslösung dieses Vermögens durch das Licht (s. o. p. 318), müssen jedoch leider auch hinsichtlich dieser bemerkenswerten objektiven Lichtwirkung bekennen, daſs sie vorerst noch keine Aussicht gewährt, die rätselvolle Beziehung zwischen Lichtreiz und Lichtperception zu klären. Welcher Art indessen der zwischen Ätherschwingung und Nervenerregung vermittelnd eingeschobene Vorgang sein möge, so beruht doch sicher nur auf ihm und seiner Erzeugung durch direkte Einwirkung des Lichts auf die Stäbchen (und Zapfen) die Möglichkeit der Erregung des Sehnerven durch das Licht. Bilder beweisen nichts, aber sie verdeutlichen und versinnlichen; daher schlieſslich noch folgendes Bild. Die Lichtwelle vermag ebensowenig den Nerven direkt zu erregen, als der Druck unsers Fingers auf die Luft oder auf die Wand der Orgelpfeife ihre Luftsäule in tönende Schwingungen zu versetzen imstande ist. Unser Finger löst die Töne mittelbar durch Niederdrücken der Tasten der Klaviatur aus. Jeder bestimmten vom Finger angesprochenen Taste antwortet der Ton einer bestimmten Pfeife, indem die niedergedrückte Taste dem Winde den Eintritt in dieselbe frei macht. Die Opticusfasern entsprechen den Orgelpfeifen, der Klaviatur die Mosaik der JACOBschen Haut, jedes Stäbchen einer Taste, welche von den Lichtwellen getroffen einen dem Wind vergleichbaren Nervenreiz der ihr zugehörigen Opticusfaser übermittelt, während der Erregungszustand der letzteren wiederum eine Empfindung, wie die Schwingungen der Luftsäule den Ton, wachruft.

---

[1] ZENKER, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1867. Bd. III. p. 249.

[2] HOLMGREN, vgl. *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1871. p. 423 u. 438, u. W. KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1880. Bd. III. p. 278. — DEWAR u. MAC KENDRIK, *Journ. of anat. and physiol.* 1873. p. 275; *Transactions of the R. Society of Edinburgh.* 1874. Vol. XXVII. p. 141. — W. KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1880. Bd III. p. 327.

[3] ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXV. p. 499.

Eine sehr interessante Verwertung hat BOLLS Entdeckung von der Zersetzung des Sehpurpurs der Retina durch W. KÜHNE[1] gefunden. Gestützt auf die Thatsache, dafs der Ersatz dieses eigenartigen Farbstoffs nur während des Lebens vor sich geht, liefs er in die Augen frisch getöteter Tiere Lichtstrahlen einfallen, welche Objekte von genau bestimmter Form entsandten. Alsdann wurden die unversehrten Bulbi in eine konservierende Flüssigkeit (Alaunlösung) geworfen, welche den Sehpurpur eine Zeitlang intakt läfst, und erst nach Ablauf von 24 Stunden bei Natriumlicht geöffnet. In der erhärteten Retina konnte dann ohne Schwierigkeit konstatiert werden, dafs der Sehpurpur nur an derjenigen Retinastelle verbraucht worden war, welche der Lage des von Cornea und Linse entworfenen Bildes und zwar so genau entsprach, dafs die Umrisse des Objekts, von welchem das Bild herrührte, mit grofser Schärfe wiedergegeben waren. Hiermit ist also dargethan, dafs man die photochemische Wirkung des Lichts unter geeigneten Vorsichtsmafsregeln benutzen kann, um auf der Netzhaut wie auf einer empfindlichen photographischen Platte ein Photogramm herzustellen.

Eine bestimmte Scheidung der Funktionen der beiden differenten Elemente der JACOBschen Haut, der Stäbchen und Zapfen, ist zur Zeit noch nicht möglich; eine Verschiedenheit ihrer Bestimmungen ist jedoch bei der Verschiedenheit ihrer anatomischen Beschaffenheit höchst wahrscheinlich. Die Frage, ob im Auge für die Perception der verschiedenen Reizmodifikationen, d. h. der Ätherwellen von verschiedener Länge, welche die verschiedenen Farbenempfindungen erzeugen, in analoger Weise verschiedene Perceptionsapparate und verschiedene leitende Nervenfasern vorhanden sind, wie wir in der Schnecke für die einfachen Schallwellen verschiedener Länge, also für die Töne verschiedener Höhe, verschiedene Mitschwingungsapparate und Nervenfasern fanden, werden wir passender im folgenden Abschnitt erwägen.

§ 121.

Die Qualitäten der Lichtempfindung. Jede Erregung der Opticusfasern, gleichviel durch welchen Reiz sie hervorgebracht wird, kommt als Lichtempfindung im allgemeinen zur subjektiven Erscheinung: Ätherwellen, Druck auf das Auge, ein durch dasselbe geleiteter elektrischer Strom, die unabhängig von äufseren Reizmitteln in dem Sehnerven des verdunkelten Auges ablaufenden Stoffwechselvorgänge, alle diese so differenten Agenzien erzeugen Empfindungen, welche in die Kategorie der Lichtempfindungen etc. gehören. Allein wir unterscheiden eine Anzahl **verschiedener Qualitäten** dieser Lichtempfindung, bezeichnen dieselben als Empfindung der **weifsen, schwarzen, roten, grünen, gelben, blauen** und **violetten** Farbe und unterscheiden von jeder dieser Qualitäten wieder mannigfache **Modifikationen**. Der Kürze halber mag dies Vermögen

[1] KÜHNE, *Unters. aus d. physiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1878. Bd. I. p. 72, 225; HERMANNS *Handb. d. Physiol.* 1879. Bd. III. p. 235.

unsers Sehapparats mit AUBERT kurzweg Farbensinn[1] genannt werden. Definieren lassen sich die angeführten Empfindungsqualitäten nicht und mit Ausnahme des Violett, welches wohl unzweifelhaft gewisse Merkmale mit dem Rot und mit dem Blau teilt[2], auch nicht untereinander vergleichen; wir können nicht angeben, was blaue, was rote Empfindung ist, worin sich beide voneinander unterscheiden, wir kennen nur die Verschiedenheiten der äufsern Ursachen, durch welche die verschiedenen Empfindungsqualitäten erzeugt werden, aber nicht einmal die verschiedenen Modifikationen des Erregungsprozesses, welche durch diese verschiedenen Ursachen in den Opticusfasern hervorgerufen werden, noch viel weniger die Differenzen der Empfindungsvorgänge in ihren zentralen Endapparaten. Wir müssen uns daher auch auf die Analyse der Verschiedenheit der Erregungsursachen, welche erfahrungsmäfsig die eine oder die andre Empfindungsqualität bedingen, beschränken.

Betrachten wir zunächst den adäquaten Reiz des Sehnerven, die Undulationen des Lichtäthers, so lehrt die Physik, dafs der undulierende Äther Wellen von verschiedener Länge und Geschwindigkeit bildet, dafs es eine bestimmte Anzahl von Wellenarten gibt, deren jeder eine genau bestimmte und konstante Länge und Schwingungsdauer zukommt, dafs diese verschiedenen Wellenarten aufserdem durch eine verschiedene Brechbarkeit und Absorptionsfähigkeit und endlich durch ihre verschiedene physiologische Wirkung sich unterscheiden. Den gröfsten Teil dieser Wellen bezeichnet die Physik nach ihrem physiologischen Effekt, d. h. nach der Farbe der Empfindung, welche eine Lichtwelle durch ihre Einwirkung auf die Netzhautenden des Sehnerven erzeugt, als Ätherwellen von verschiedener Farbe, oder kurz als rotes, blaues u. s. w. Licht, einen andren Teil, welcher, wie wir gleich sehen werden, auf den Sehnerven unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht wirkt, nach seiner chemischen oder thermischen Wirkung als unsichtbare chemische oder als dunkle Wärmestrahlen. Das von der Sonne ausgehende Licht ist eine Mischung fast aller überhaupt existierenden Wellenarten, enthält eine zahllose Reihe einfacher Wellenarten von allmählich abnehmender Wellenlänge, wenn die Reihe auch keine ganz ununterbrochene ist, eine grofse Anzahl von Übergangsstufen fehlt oder bei dem Durchgang des Sonnenlichts durch die Atmosphäre daraus ausgeschieden ist, und wenn auch durch andre künstliche Lichtquellen (elektrisches Kohlenlicht) Wellen von noch geringerer Länge als die kürzesten des Sonnenlichts erzeugt werden können. Die gleichzeitige Einwirkung aller darin enthaltenen Wellen auf den Sehnerven erzeugt die Empfindung

[1] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* Breslau 1865. p. 7.
[2] Vgl. E. HERING, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1874. Bd. LXX. p. 180. § £. u. AUBERT, *Handb. d. gesammten Augenheilk.*, herausgegeb. v. A. GRAEFE etc. Leipzig 1876. *Bd. II. p.* 528.

es **Weiſs**, bei Abhaltung aller Ätherwellen dagegen entsteht ie Empfindung des **Schwarz**. Die Eigenschaft der Ätherwellen on verschiedener Länge, durch brechende Flächen in verschiedenem, ber für jede Wellenlänge konstantem Grade von ihrem Wege ab-elenkt zu werden, eine Eigenschaft, die wir schon bei der Lehre on der Chromasie des Auges besprochen haben, gibt uns ein Iittel an die Hand, das weiſse Sonnenlicht in seine einzelnen ein-achen Konstituenten zu zerlegen. Mit andern Worten: die Bewe-ungsform, welche den Teilchen des Lichtäthers durch die Sonne rteilt wird, kann entstanden gedacht werden durch Addition einer ewissen Anzahl gleichzeitiger einfacher Bewegungen von verschie-lener Periodendauer, wie die einem Klang entsprechende Bewegung ler Luftteilchen durch Addition einer Reihe einfacher, einfachen Tönen entsprechender Pendelschwingungen. Wie letztere durch mit-önende Körper, so kann die resultierende Bewegung des weiſsen Sonnenlichts durch brechende Flächen in ihre Komponenten zerlegt verden. Lassen wir einen weiſsen Sonnenstrahl durch zwei im Winkel zusammenstoſsende Flächen eines Glasprismas gehen, so reten bekanntlich die in dem Strahl ursprünglich vereinigten Strahlen von verschiedener Wellenlänge gesondert und divergierend aus, und war so, daſs die kürzesten Wellen am weitesten, die längsten am venigsten von dem Wege, welchen alle gemeinschaftlich vor dem Eintritt in das Prisma verfolgten, abgelenkt sind. Von einem auf-fangenden Schirm bedecken sie daher einen oblongen Streifen **neben-einander** geordnet und in der Reihenfolge, welche durch das Ver-hältnis ihrer Ablenkungskoëffizienten bedingt ist. Die am weitesten abgelenkten „**chemischen**“ und am wenigten abgelenkten dunklen **Wärmestrahlen** nehmen die beiden äuſsersten Grenzen ein, zwischen ihnen bilden die „**physiologischen**“ Strahlen das „**sichtbare**“ Spektrum in folgender Ordnung. An die chemischen Strahlen reihen sich die **violetten** an, diesen **blaue** (indigo- und cyanblau), **grüne**, **gelbe** (**orange**), **rote**, die roten stoſsen an die dunklen Wärme-strahlen. Eine Erörterung der Bedeutung der dunklen Fraunhofer-schen Linien, welche das Spektrum durchziehen und zur Orientierung in demselben, zur Bezeichnung bestimmter, bestimmten Wellenlängen entsprechender Stellen desselben von gröſstem praktischen Nutzen sind, gehört nicht hierher. In die Sprache der Physiologie übersetzt lautet die physikalische Beschreibung des Spektrums, in welcher nach einem öfters berührten Irrtum die Farbe den Ätherwellen und den von ihnen getroffenen Partien des auffangenden Schirms als Eigen-schaft vindiziert ist, folgendermaſsen. Die im Sonnenstrahl ver-einigten Wellen von verschiedener Länge treffen, durch das Prisma gesondert, auf nebeneinanderliegende Teile des Schirms; von jedem Teile des Schirms gehen die Wellen von bestimmter Länge wieder aus, welche auf ihn aufgetroffen haben, und gelangen zu dem in ihrem Bereiche befindlichen Auge, welches die von jedem bestimmten

Punkte des Schirms ausgegangenen Strahlen wieder in einem Punkte der Netzhaut vereinigt. Notwendig entsteht auf der Netzhaut ein verkleinertes verkehrtes Bild des objektiven Spektrums, d. h. der Fläche des Schirms, welche die verschiedenen Wellen aussandte: es entspricht dieser Fläche eine Netzhautpartie, auf welche nebeneinander die verschiedenen Wellen in derselben relativen Ordnung, wie auf den Schirm, aufprallen, und jede ihrer Art gemäſs auf die getroffenen Endapparate der Sehnervenfasern wirkt. Nicht alle Wellen bringen unmittelbar eine zu deutlichen Empfindungen führende Erregung der getroffenen Nervenfasern zustande, nur der mittlere, von Wellen mittlerer Länge getroffene Teil des vom Gesamtspektrum eingenommenen Nervenendgebietes gerät in Erregung, und zwar in verschiedene, den verschiedenen Wellenlängen in diesem Teile entsprechende Modifikationen der Erregung, welche ebensoviele Modifikationen der Empfindung, die wir als verschiedene Farben bezeichnen, veranlassen. Die längsten Wellen, welche eine Erregung zustande bringen, erzeugen diejenige Modifikation der Empfindung, die wir rot nennen, die kürzesten diejenige, welche wir violett nennen. Da wir unsre Gesichtsempfindungen objektivieren und ihre Eigenschaften den erregenden äuſseren Ursachen unterschieben, so beziehen wir die Farbenempfindungen auf die Teile des Schirms, von welchen die zugehörigen Wellen ausgingen, und sprechen von einer roten oder violetten Stelle im objektiven Spektrum. Eine Definition der Empfindungsqualitäten ist hier so unmöglich wie in allen Sinnesgebieten; jeder besitzt in seiner Erinnerung eine getreue Vorstellung von der Art und Weise, in welcher sein Bewuſstsein angeregt ist, während er rot oder grün empfindet, kann es jedoch nicht mit Worten beschreiben. Es bleibt also hier ebenfalls nichts übrig, als bestimmte Benennungen für die verschiedenen Empfindungsqualitäten, welche zu den verschiedenen scharf charakterisierbaren Modifikationen des äuſseren Reizes gehören, einzuführen. Da in betreff dieser Namen und der Ausdehnung des Gebiets einzelner Farben im Spektrum nicht volle Übereinstimmung herrscht, so wollen wir die von HELMHOLTZ[1] vorgeschlagenen Farben kurz wiedergeben. Rot ist die Farbe, welche die wenigst brechbaren längsten Wellen des sichtbaren Spektrums von seinem Ende bis zur FRAUNHOFERschen Linie C erzeugen; zwischen den Linien C und D geht das Rot durch Orange, d. i. Gelbrot mit überwiegendem Rot in Goldgelb, d. i. Gelbrot mit überwiegendem Gelb über; zwischen D und b finden sich drei Farbentöne, zunächst ein schmaler Strich reines Gelb, dann Grüngelb und zwischen E und b reines Grün. Zwischen E und F geht das Grün durch Blaugrün in Blau über, zwischen F und G treffen

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*. p. 227. Genaue und im ganzen nur wenig abweichende Bestimmungen s. bei LISTING, *Verhandl. d. Versamml. Deutscher Naturf. u. Ärzte in Hannover*. 1865. u. POGGENDORFFs *Annalen*. 1867. Bd. CXXXI. p. 564. — PREYER, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturwissensch*. 1870. Bd. V. p. 376, u. CHODIN, *Samml. physiol. Abhandl.*, herausgeg. von W. PREYER. 1877. I. R. Heft VII, *Über d. Abhängigkeit d. Farbenempf. v. d. Lichtstärke*. p. 41.

die die blaue Farbe erzeugenden Ätherwellen auf, das Blau der an *G* grenzenden zwei Dritteile dieses Raums bezeichnet HELMHOLTZ als Indigoblau, das des ersten Dritteils als Cyanblau; hinter *G* folgen bis nach *H* oder *L* das Violett und endlich die früher sogenannten unsichtbaren chemischen Strahlen, von denen gleich weiter die Rede sein wird. Die Qualität der Empfindung, der Farbenton, welchen Ätherwellen von bestimmter Länge hervorbringen, ändert sich in weitem Umfang mit der Lichtstärke, und zwar nähert sich der Eindruck jeder Spektralfarbe bei steigender Helligkeit durch bestimmte Übergangstöne mehr und mehr dem Weifs. Die Sonne erscheint durch ein violettes Glas betrachtet so weifs, wie die von ihr beleuchteten Wolken bei direkter Betrachtung (MOSER), durch ein rotes Glas betrachtet weifsgelb (HELMHOLTZ). Am leichtesten erfolgt diese Veränderung des Farbentons nach HELMHOLTZ im violetten, am schwersten im roten Teile des Spektrums; nach CHODINS Beobachtungen wäre dagegen die Rangordnung der Farben so, dafs zuerst der Reihe nach Gelb und Grün, dann erst Rot, Orange, Blau und Violett den Eindruck von Weifs hervorrufen. Ähnliche Wirkungen, insofern alle Farben in gewisser Reihenfolge nacheinander vor ihrem gänzlichen Verschwinden den Eindruck von mehr weniger lichtstarkem Grau machen, erreicht man nach CHODIN auch auf dem entgegengesetzten Wege durch die allmählich wachsende Verdunkelung des Spektrums. Was die Rangordnung betrifft, in welcher die einzelnen Farben den Charakter des Farbigen einbüfsen, so erlöschen dem nämlichen Beobachter zufolge zuerst die am meisten brechbaren blauen, nach ihnen die am wenigsten brechbaren Strahlen, dann Orange und Grün, und zuletzt die Strahlen, welche zu beiden Seiten der Linie *D* im Spektrum liegen und die Empfindung des reinsten Gelb hervorrufen. Sämtliche hier aufgeführte Versuchsergebnisse CHODINS stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den älteren AUBERTS überein, welcher auf ganz ähnliche Weise mit Pigmentfarben experimentierte; und man darf daher den von AUBERT ursprünglich nur für diese aufgestellten Sätzen jetzt wohl eine allgemeinere Fassung erteilen und sich dahin aussprechen, erstens dafs Pigment- sowohl als auch Spektralfarben bei sehr verminderter Beleuchtungsintensität farblos erscheinen, aber sich noch durch gröfsere oder geringere Helligkeit von ihrer Umgebung unterscheiden, zweitens dafs die von den weniger brechbaren Lichtstrahlen (gelben und roten) hervorgerufenen Farbenempfindungen bei geringerer Beleuchtungsintensität zu bewufster Wahrnehmung gelangen als die von den brechbareren (blauen) bedingten.[1] Aufserdem ist aber noch

---

[1] Vgl. AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut* etc. p. 126 u. 127. — Vgl. ferner V. KRIES, *Arch. f. Physiol.* 1882. Supplbd. p. 82.

hervorzuheben, dafs sämtliche Farben, wenn sie durch Abschwächung der Beleuchtungsintensität die äufserste Grenze der Erkennbarkeit erreicht haben, nur im Moment des ersten Anschauens deutlich farbig erscheinen, nach wenige Sekunden dauerndem Fixieren dagegen keinen Farbeneindruck mehr erzeugen, obwohl weder die von ihnen eingenommene Stelle des Gesichtsfeldes eine totale Verdunkelung zeigt, noch etwa ein Objekt, welches die Farbenstrahlen entsendet, unsichtbar wird (AUBERT, CHODIN), und endlich, dafs der ursprünglich empfundene Farbenton durchaus nicht dem zuletzt überhaupt bei schwächeren Beleuchtungsgraden empfundenen zu entsprechen braucht. So verwandelt sich nach AUBERTS Beobachtungen an Pigmenten Zinnoberrot in dunkles Braun, Orange wird sehr dunkel und rein rot, Gelb wird rötlichgelb und ist bei gewissen Beleuchtungsgraden von Rosa nicht zu unterscheiden, und CHODIN macht fast genau die gleichen Angaben in betreff der entsprechenden Spektralfarben.

AUBERTS sowohl als auch CHODINS Angaben über das frühere Erlöschen der am stärksten brechbaren Farbenstrahlen bei allmählich gesteigerter Abnahme der Beleuchtungsintensität stehen in Widerspruch mit den von PURKINJE, GRAILICH, DOVE, HELMHOLTZ, DOBROWOLSKY[1] gemachten, welche im Gegenteil gerade den weniger brechbaren Strahlen die Eigenschaft zuschreiben, durch Verringerung der Beleuchtungsintensität in besonders hohem Grade geschädigt zu werden. PURKINJE und GRAILICH stützen ihre Aussage auf die Beobachtung, dafs in der Morgen- oder Abenddämmerung die blauen Tinten auf Gemälden viel später als die roten unkenntlich werden, und HELMHOLTZ sowie DOBROWOLSKY finden das Gleiche für Spektralfarben, wenn man sie einer allmählich steigenden Verdunkelung unterwirft. Um den bestehenden Zwiespalt der Ansichten zu schlichten, weisen AUBERT und auch CHODIN auf die Möglichkeit hin, dafs es sich bei den ihnen widersprechenden Beobachtungen nicht eigentlich um Farbenempfindungen, sondern um Helligkeitsempfindungen gehandelt habe. Da nämlich nach AUBERT Blau auf schwarzem Grunde bei sehr verminderter Beleuchtungsintensität noch hell hervortritt, während ein rotes Quadrat auf gleichem Grunde schon längst unsichtbar geworden ist, so wäre es wohl möglich, ohne gerade die Empfindung von Blau zu haben, letzteres dennoch durch die ihm eigentümliche Helligkeitsdifferenz von dem Rot zu unterscheiden.

Die Stellen der Retina, welche bei vorausgesetztem ungehinderten Durchgang der Lichtstrahlen durch die Augenmedien von den am stärksten gebrochenen kürzesten Wellen und von den am wenigsten gebrochenen längsten Wellen erreicht werden, welche also auch auf der Netzhaut die beiden äufsersten Grenzen des von Wellen überhaupt getroffenen Raums bilden, werden unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht, oder wenigstens nicht in wahrnehmbarem Grade erregt; wir sehen daher die von diesen Wellen überfluteten Schirmteile nicht und können nur auf andern Wegen nachweisen, dafs diese Wellen

[1] PURKINJE, *Beiträge.* 1825. Bd. II. p. 109. — GRAILICH, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1854. Bd. XIII. p. 201 (249). — DOVE, POGGENDORFFS *Annal.* 1852. Bd. LXXXV. p. 397. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 317. — DOBROWOLSKY, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXIV. p. 189.

von extremer Länge und Kürze, von gröfster und geringster Brechbarkeit zu beiden Seiten des sichtbaren Spektrums objektiv vorhanden sind. Die Gegenwart der längsten Wellen, der Wärmestrahlen, diesseits des roten Teils des Spektrums, können wir mit dem Thermometer oder mit thermo-elektrischen Vorrichtungen darthun, die Gegenwart der kürzesten Wellen, der chemischen Strahlen jenseits des Violetten, durch ihre aus der Physik bekannte eigentümliche Wirkung auf Silbersalze oder Guajaktinktur, am augenscheinlichsten durch ihre Wirkung auf Lösungen von schwefelsaurem Chinin (Fluoreszenz), wie wir gleich sehen werden; es können die Strahlen der letzteren Art aber auch direkt sichtbar, d. h. erregend für die Netzhaut, gemacht werden.

Es fragt sich, warum die chemischen und die sogenannten dunklen Wärmestrahlen unsichtbar sind, ob sie die getroffenen Nervenenden nicht zu erregen vermögen, keine Reize für dieselben bilden. Man hat eine Zeitlang mit E. Bruecke[1] den Grund ihrer Unsichtbarkeit darin gesucht, dafs sie die Netzhaut überhaupt nicht erreichten, sondern auf ihrem Wege dahin von den brechenden Medien des Auges absorbiert würden. Diese Erklärung wird gegenwärtig jedoch verlassen werden müssen. Denn nicht nur ist der Beweis erbracht worden, dafs sowohl die langwelligen thermischen[2] als auch die kurzwelligen chemischen[3] Strahlen der beiden entgegengesetzten Spektrumenden mindestens keiner vollkommenen Absorption durch die Augenmedien unterliegen, sondern es ist bezüglich der letzteren Strahlenart sogar zu zeigen gelungen[4], dafs dieselbe unter günstigen Bedingungen durch Abblendung der übrigen glänzenden Teile des Spektrums direkt wahrnehmbar gemacht werden kann, folglich also auch ganz zweifellos die Bedeutung eines Reizmittels für die Netzhaut, obschon immerhin nur eines schwachen, besitzt. Es ist demnach die früher übliche Charakterisierung der chemischen Strahlen als unsichtbare zu vermeiden und mit der von Helmholtz eingeführten als ultraviolette zu vertauschen. Der ungemein grofse Abfall, welchen die Intensität der Farbenempfindungen in der von den brechbarsten Strahlen gebildeten Spektralregion erleidet, ist keineswegs unvermittelt. Auch die violetten und blauen Abteilungen werden allgemein von Newton[5], dem Entdecker der prismatischen Farben, bis auf die neuste Zeit in bezug hierauf namentlich den gelben in der Umgebung der Linie D gelegenen nachgestellt. Durch welche Ursachen dieser Unterschied der Farbenintensität bedingt

---

[1] E. Bruecke, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1845. p. 262, u. 1846. p. 379.
[2] J. Janssen, *Cpt. rend.* 1860. T. LI. p. 128 u. 373. — R. Franz, Poggendorffs *Annal.* 1862. Bd. CXV. p. 266. — Klug, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 286.
[3] Donders, *Nederl. Lancet.* 1853, u. *Onderz. ged in het phys. Labor. d. Utrecht hoogesch.* Jaar VI. p. 1. Deutsch in *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 459.
[4] Helmholtz, Poggendorffs *Annal.* 1855. Bd. XCIV. p. 1.
[5] Newton, *Optiks.* Book I. Prop. VII. Theor. VI. Ausgabe v. 1717. p. 85.

wird, ist ungewifs. Möglich dafs derselbe objektiv auf Differenzen der Reizgröfsen beruht, möglich aber auch, dafs er subjektiv in einer verschieden grofsen Erregbarkeit der Netzhaut durch Strahlen verschiedener Wellenlänge begründet ist. Ob diese oder jene Deutung die richtige ist, kann sich erst dann entscheiden lassen, wenn wir in den Besitz einer Methode gelangt sein werden, welche ohne Vermittelung unsers Sehorgans eine objektive Messung der von verschiedenfarbigen aber gleichgrofsen Abschnitten des Spektrums ausgehenden Kraftwirkungen gestattet. Eine solche Methode kennen wir indessen noch nicht. Einen kleinen Anteil an der schwächeren Wirkung der am wenigsten brechbaren roten und der am stärksten brechbaren blauen Spektralfarben trägt sicherlich auch die durch M. SCHULTZE festgestellte Absorption beider Lichtqualitäten durch das gelbe Pigment der *macula lutea*.[1]

Genauere Mafswerte der subjektiv empfundenen Intensitätsunterschiede, welche die verschiedenen Farbentöne des Sonnenspektrums besitzen, haben FRAUNHOFER und VIERORDT[2] jeder nach einer andren Methode gewonnen. Der erstere verglich die Helligkeit der einzelnen Spektralabschnitte mit derjenigen eines gespiegelten Flammenbildes von abstufbarer Intensität, der letztere prüfte, wieviel weifses Licht den einzelnen Farbentönen des Spektrums zugemischt werden kann, bevor sie eine dem Auge merkliche Umstimmung erleiden, wobei vorausgesetzt wurde, dafs die den intensivsten Eindruck hervorrufenden Farben den gröfsten Betrag an zugemischtem Weifs vertragen müfsten. Beide Beobachter haben ungeachtet der abweichenden Versuchsmethode im wesentlichen gleiche Resultate erlangt. Beide erteilen in der von ihnen aufgestellten Rangordnung dem Gelb die höchste Stelle, weiterhin folgen der Reihe nach Gelb (zwischen Linie $D—E$), Rötlichgelb (D), Grün (E), Blaugrün (F), Orange (C), Rot (B), Blau (G), Violett (H).

Was die Wärmestrahlen jenseits der roten betrifft, so dürfte das Unvermögen derselben, die Retina überhaupt zu erregen, die alleinige Ursache ihrer Unsichtbarkeit sein. Denn einerseits steht fest, dafs sie in merklichen Anteilen durch die Augenmedien zur Netzhaut gelangen, anderseits glückte es HELMHOLTZ zwar mit Hilfe der vorhin erwähnten Abblendungsmethode dem roten Ende des Spektrums einen kleinen Zuwachs über die FRAUNHOFERsche Linie A hinaus zu erteilen, immerhin jedoch nur einen sehr geringfügigen, welcher in keinem Verhältnisse zur Breite des Wärmespektrums stand.

Die eben berührte Frage nach dem Grunde der Unsichtbarkeit gewisser im vorstehenden näher bezeichneten Spektralabschnitte wurde, wie schon angegeben, zuert von BRUECKE in Angriff genommen. Was zunächst die brechbarsten chemischen Strahlen anlangt, so benutzte BRUECKE zum Nachweis der

---

[1] Vgl. M. SCHULTZE, *Über den gelben Fleck der Retina, seinen Einflufs auf normales Sehen und auf Fabenblindheit.* Bonn 1866. — PREYER, PFLUEGERS *Arch.* 1868. Bd. I. p. 299. — J. J. MUELLER, *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. 2. Abth. p. 208. — v. FREY u. v. KRIES, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 336 (350).

[2] FRAUNHOFER, *Denkschriften d. Bayr. Akad.* München 1815. p. 193, u. VIERORDT. *Anwendung d. Spectralapparats zur Messung u. Vergleich. der Stärke des farbigen Lichtes.* Tübingen 1873.

selben das Guajakharz, eine Substanz, welche die Eigenschaft hat, durch starkbrechbare Strahlen gebläut, durch schwachbrechbare entbläut zu werden, wenn auch die bläuende Wirkung nicht bloſs den unsichtbaren chemischen Strahlen, sondern zum Teil auch noch den nächststark brechbaren violetten Strahlen zukommt. Er fand in einer groſsen Anzahl mannigfach modifizierter Versuche, daſs diffuses Licht, nachdem es durch die Substanz der Linse, der Cornea, oder des Glaskörpers, oder durch alle diese Medien zugleich getreten ist, eine auf Porzellan eingetrocknete Schicht von Guajaktinktur nur in sehr geringem Grade bläut, die durch unmittelbare Einwirkung des Lichts gebläute Tinktur aber in hohem Grade wieder entbläut; er fand ferner, daſs die chemischen Strahlen nach ihrem Durchgang durch die Augenmedien keine chemische Wirkung auf die Silbersalze des empfindlichen photographischen Papiers ausüben, und schloſs hieraus, daſs die optischen Medien des Auges in hohem Grade die bläuenden Strahlen absorbieren. Was zweitens die jenseits des Rot liegenden unsichtbaren Strahlen von gröſster Wellenlänge betrifft, so wies Bruecke durch Versuche nach, daſs diese Strahlen keine Wirkung auf die Thermosäule ausüben, wenn zwischen letzterer und dem Ausgangspunkt der Strahlen die optischen Medien des Auges eingeschaltet werden, daſs selbst die leuchtenden Wärmestrahlen, wenn sie durch die Substanz der Augenmedien gegangen sind, eine ungleich schwächere Ablenkung der mit der Säule verbundenen Magnetnadel hervorbringen als bei unmittelbarer Einwirkung auf die Säule. Bruecke behauptet daher, daſs die optischen Medien des Auges für alle Strahlen von der verschiedensten Wellenlänge ein hohes Absorptionsvermögen besitzen, daſs aber nur die Absorption der am stärksten brechbaren und der am schwächsten brechbaren Strahlen eine ganz vollständige und dadurch deren Unsichtbarkeit bedingt sei, während von allen übrigen Strahlen von mittlerer Wellenlänge immer noch ein gewisses Quantum nicht resorbiert zur Retina gelange, welches trotz seiner geringen Intensität den empfindlichen Sehnerv doch intensiv zu erregen, somit intensive Farbenempfindungen zu erzeugen vermöge. Diese Erklärung Brueckes ist zunächst für die am stärksten brechbaren jenseits des Violett liegenden Strahlen von Donders als unrichtig erwiesen, die Möglichkeit des Vordringens dieser Strahlen bis zur Netzhaut unzweifelhaft dargethan worden. Der Beweis von Donders stützt sich auf die wichtigen Entdeckungen von Stokes[1] in betreff der inneren Dispersion, deren Wesen wir daher kurz berühren müssen. John Herschel[2] hatte zuerst unter dem Namen der „epipolischen Dispersion“ das merkwürdige Phänomen beschrieben, daſs eine Lösung von schwefelsaurem Chinin, welche in durchgehendem Licht klar und farblos erscheint, in auffallendem Licht eine schön himmelblaue Farbe zeigt, welche von einer dünnen blauen Schicht an der Oberfläche der Flüssigkeit, durch welche das Licht eintritt, herrührt. Die nähere Untersuchung dieses Phänomens brachte Stokes zu der Entdeckung, daſs die Ursache desselben in der Fähigkeit der Chininlösung und einer Anzahl andrer Substanzen, die Brechbarkeit des Lichts zu ändern, und zwar die der am stärksten brechbaren, jenseits des äuſsersten Violett liegenden „unsichtbaren“ Strahlen zu vermindern, d. h. in die den blauen Strahlen eigentümliche umzuändern, zu suchen sei. Treffen solche Strahlen auf die schwefelsaure Chininlösung, so werden durch dieselbe andre Strahlen von solcher Brechbarkeit gebildet, welche die Netzhaut leicht zu erregen, also zu leuchten befähigt sind; es ist strenggenommen keine unmittelbare Veränderung der Brechbarkeit der einfallenden unsichtbaren Strahlen, sondern vielmehr eine Hervorrufung von minder stark brechbaren Strahlen in dem schwefelsauren Chinin, welches demnach zum Selbstleuchter wird, d. i. fluoresziert. Es erklärt sich hieraus auch,

---

[1] Stokes, *Philosoph. Transact.* 1852. P. II. p. 463; Poggendorffs *Annal.* 1853. Supplement-Bd. IV. p. 177, u. 1853. Bd. LXXXIX. p. 627; vgl. auch Moser, ebenda p. 165.

[2] J. Herschel, *Philosoph. Transact.* 1845. P. I. p. 147. — Brewster, *Transact. of the Royal Soc. of Edinburgh.* 1846. T. XVI. p. 111.

dafs nur die Oberfläche der Lösung blau erscheint, und dafs Strahlen, welche einmal durch eine Chininlösung gegangen sind, beim Auftreffen auf eine zweite das Phänomen nicht mehr erzeugen, da schon in einer geringen Entfernung von der Oberfläche der ersten alle stark brechbaren Strahlen in minder brechbare umgesetzt sind, so dafs in den tieferen Flüssigkeitsschichten keine weitere innere Dispersion mehr stattfinden kann. Diese Veränderung der „unsichtbaren" Strahlen durch schwefelsaures Chinin gibt ein Mittel an die Hand sie in dem Spektrum leicht sichtbar zu machen. Fängt man das von einem Prisma zerstreute Sonnenlicht mit einem Schirm auf, welcher mit einer gesättigten Lösung von schwefelsaurem Chinin bestrichen ist, so bildet nicht mehr das Violett die äufserste Grenze, sonders jenseits desselben gewahrt man noch ein beträchtliches blau leuchtendes Feld. Bringt man indessen zwischen der Lichtquelle und dem Prisma, oder auch vor dem auffangenden Schirm einen mit Chininlösung gefüllten Glastrog an, so erscheint das Spektrum auf dem Chininpapier nicht anders als auf dem gewöhnlichen Schirm, weil bereits vor dem Eintritt in das Prisma oder nach dem Austritt die chemischen Strahlen durch die Chininlösung eliminiert sind. MOSER bezeichnet die Farbe des jenseits *H* liegenden Teils des Chininspektrums als „milchweifs." Es ist leicht einzusehen, wie diese Thatsachen zur Entscheidung der Frage, ob die chemischen Strahlen bis zur Retina dringen, benutzt werden können; liefs sich beweisen, dafs dieselben auch nach ihrem Durchgang durch die optischen Medien des Auges durch schwefelsaures Chinin noch leuchtend werden, so war ohne weiteres klar, dafs sie auch im lebenden Auge die Netzhaut erreichen können. Ist dies nicht der Fall, so kann der Grund in der von BRUECKE angenommenen vollständigen Absorption liegen, und diese kann wiederum durch das Eintreten der epipolischen Dispersion in einem der vor den Empfindungsorganen liegenden Medien begründet sein. DONDERS hat nun durch die sorgfältigsten Versuche erwiesen, dafs die fraglichen Strahlen in gleicher Weise wie die farbigen durch Hornhaut, *humor aqueus,* Linse und Glaskörper hindurchdringen. Mochte er diese Substanzen, die flüssigen in Glaströge gefüllt, in Schichten von geringer oder grofser Mächtigkeit vor das zerlegende Prisma oder vor den auffangenden Schirm bringen, es entstand trotzdem das blauleuchtende Feld jenseits des Violett auf dem mit Chininlösung bestrichenen Schirm, oder die blaue Oberfläche auf einer zwischen Glas eingeschlossenen Schicht dieser Flüssigkeit. Die Lichtstärke war vermindert, ob, wie DONDERS meint, nur durch Reflexion von der Oberfläche und durch die unvollkommene Durchsichtigkeit der Augenmedien, ob in gleichem Grade für die physiologischen, wie für die fraglichen chemischen Strahlen, mufs bezweifelt werden; denn erstens setzen BRUECKES Versuche eine Absorption aufser Zweifel, zweitens werden wir alsbald sehen, dafs Hornhaut und Linse selbst fluoreszieren, also schon dadurch einen Teil der die Fluoreszenz bedingenden brechbarsten Strahlen absorbieren. Da wir im vorigen Paragraphen den Beweis geliefert haben, dafs die hinterste Lage der Retina die Perceptionsapparate enthält, so war noch denkbar, dafs vielleicht die vorderen Retinaschichten durch Absorption die Unsichtbarkeit der chemischen Strahlen bedingten; allein auch diese Möglichkeit hat DONDERS durch direkte Versuche widerlegt, die chemischen Strahlen dringen durch die ganze Dicke der Netzhaut hindurch. Es blieb mithin DONDERS nichts Andres übrig, als in der Netzhaut selbst, in den Eigenschaften der Aufnahmeapparate derselben die Ursachen der Unsichtbarkeit der brechbarsten Strahlen zu suchen, den Schlufs zu ziehen, dafs der Sehnerv nicht erregbar ist, wenn die Wellenlänge der Ätherundulationen zu klein, die Schwingungsgeschwindigkeit zu grofs wird. So stand die Frage, bis HELMHOLTZ[1] nachwies, dafs die sogenannten „unsichtbaren Strahlen" jenseits des Violett sichtbar sind, d. h. dafs sie ohne Vermittelung fluoreszierender Flüssigkeiten, also ohne Veränderung ihrer Brechbarkeit sichtbar zu

---

[1] HELMHOLTZ, POGGENDORFFs *Annal.* 1855. Bd. LCIV. p. 205.

chen sind, wenn sie auch verhältnismäfsig sehr schwach erregend auf den nerv wirken, dafs folglich der Grund ihrer Unsichtbarkeit unter gewöhnlichen rhältnissen nur in ihrer Lichtschwäche liegt. Wie bedeutend diese Lichtwäche ist, geht aus der Angabe von HELMHOLTZ hervor, dafs das unverlerte ultraviolette Licht etwa 1200 mal weniger hell ist, als das durch oreszenz veränderte. Es ist daher durchaus erforderlich, alle helleren Teile Spektrums vom Auge vollständig abzublenden, wenn dasselbe die schwache egung der vom ultravioletten Licht getroffenen Netzhautteile wahrnehmen l. Ist diese Abblendung genügend geschehen, so erhält nach HELMHOLTZ das chbarste Ende des Sonnenspektrums für die unmittelbare Wahrnehmung au denselben Zuwachs, wie bei seiner Auffangung von Chininpapier nach KES, was sich aus der Gegenwart der von STOKES beschriebenen und bechneten Liniengruppen ergibt. Es sind demnach alle brechbarsten Strahlen Sonnenlichts sichtbar. HELMHOLTZ hat für dieselben, soweit sie jenseits der ie L liegen, den Namen ultraviolette eingeführt, ihre Farbe schwankt je h der Lichtstärke zwischen indigblau und weifsblau. Unter seiner tung hat sodann ESSELBACH[1] sorgfältige Messungen der Wellenlängen im ravioletten Teile des Spektrums angestellt und gefunden, dafs der nach LMHOLTZ' Methode sichtbar gemachte Farbenabschnitt das Spektrum beinahe das doppelte seiner früher bekannten Ausdehnung verlängert und eine Menge AUNHOFERscher Linien zeigt, von denen STOKES bereits $L-P$ unterschieden te, ESSELBACH noch drei neue Gruppen bezeichnet, deren letzte S jedoch r selten sichtbar ist und das Spektrum definitiv abzuschneiden scheint. Die llenlänge, welche nach HELMHOLTZ' Messung im äufsersten Rot bei der Linie 0,0007617 mm beträgt, nimmt nach ESSELBACH zwischen $L-R$ von 0,0003791 auf 0,0003091 mm ab. Es gibt, wie STOKES erwiesen hat, noch brechbarere ahlen, als das Sonnenlicht enthält, im elektrischen Kohlenlicht; ob das Auge h diese unmittelbar sehen kann, ist noch nicht ermittelt. Die Lehre von physiologischen Wirkung der ultravioletten Strahlen ist somit vollständig tgestellt. Ihre Unsichtbarkeit neben dem hellen Teil des Spektrums beruht zwei Ursachen. Erstens ist die Lichtstärke derselben an und für sich gering, lann findet eben auch eine nicht unbeträchtliche Absorption derselben durch Augenmedien statt, und diese ist zum Teil durch Fluoreszenz der letztern lingt, wie abermals zuerst von HELMHOLTZ und unter seiner Leitung von TSCHENOW[2] dargethan worden ist. Hornhaut, Linse, Glaskörper und tzhaut zeigen in der That Fluoreszenz, und zwar die Linse sogar e sehr starke. Als HELMHOLTZ die Möglichkeit der unmittelbaren Wahrhmung der ultravioletten Strahlen entdeckte, kam es darauf an zu erweisen, fs diese Wahrnehmung nicht von Fluoreszenz herrühre; HELMHOLTZ fand, fs die Netzhaut allerdings epipolische Dispersion zeigt, aber mit einem ifsgrünlichen Licht fluoresziert, welches sehr verschieden von der Farbe des mittelbar wahrgenommenen Ultraviolett ist. SETSCHENOW wies die schwache uoreszenz der Hornhaut und des Glaskörpers und die starke Fluoreszenz der nse nach, welche letztere derjenigen der Chininlösung sehr ähnlich, nur hwächer ist, und erkannte ferner, dafs diese Fluoreszenz der Hornhaut und nse sehr schön auch am Auge des lebenden Menschen wahrnehmbar zu chen ist. EWALD und KÜHNE ermittelten sodann, dafs die von HELMHOLTZ tdeckte weifslichgrüne Fluoreszenz der Retina ausschliefslich in der Stäbchenhicht ihren Sitz hat und zwar nur, solange dieselbe Sehpurpur führt. Unhängig von SETSCHENOW hat J. REGNAULD[3] die Fluoreszenz der genannten ugenmedien konstatiert, und schliefslich haben W. v. BEZOLD und G. ENGEL-

---

[1] ESSELBACH, POGGENDORFFs *Annal.* 1856. Bd. LCVIII. p. 513.

[2] SETSCHENOW, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 205. — Vgl. auch J. J. MUELLER, *rch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. Abth. 2. p. 208. — A. EWALD u. W. KÜHNE, *Unters. aus d. hysiol. Instit. d. Universit. Heidelberg.* 1878. Bd. I. p. 169.

[3] J. REGNAULD, *Gaz. méd. de Paris.* 1859. p. 37; *Journ. de la Physiol.* 1859. T. II. p. 343.

HARDT[1] auch für die lebende menschliche Netzhaut durch ophthalmoskopische Untersuchung im violetten Lichte angegeben, daſs dieselbe das Vermögen der Fluoreszenz besitze. Es liegt auf der Hand, daſs die Fluoreszenz der Hornhaut und Linse der Wahrnehmung der chemischen Strahlen hinderlich sein muſs, bei einer gewissen Stärke würde durch dieselbe den chemischen Strahlen der Weg zur Netzhaut gänzlich abgesperrt sein. Da nun aber DONDERS erwiesen, daſs der jenseits des Violetten liegende Teil des Spektrums trotz des Durchgangs der Strahlen durch die Augenmedien noch auf Chininlösung wirkt, da selbst BRUECKE noch eine schwache Bläuung der Guajaktinktur durch die Augenmedien hindurch wahrgenommen hatte, so ist ohne weiteres klar, daſs die chemischen Strahlen durch die Fluoreszenz der vorderen Augenmedien nicht ganz von der Retina abgehalten werden. Ebensowenig beruht aber die Wahrnehmung der ultravioletten Strahlen auf der Fluoreszenz der vorderen Augenmedien, d. h. es ist nicht etwa die fluoreszierende Hornhaut und Linse, welche wir sehen. Vorstellungen dieser Art werden einfach dadurch widerlegt, daſs unser Auge uns ein scharfes Bild von dem ultravioletten Teil eines Spektrums zu entwerfen vermag. Sehr wenig ist dem bereits Gesagten hinsichtlich der thermischen Strahlen hinzuzufügen. Die Angaben BRUECKES, daſs die dunklen Wärmestrahlen von den durchsichtigen Augenmedien total absorbiert werden, also in keinem merklichen Betrage zur Retina gelangen, haben ebenfalls in den Untersuchungen späterer Beobachter keine Stütze gefunden. Anstatt der totalen Absorption, welche BRUECKE behauptet hatte, unterliegt die fragliche Strahlenart nur einer partiellen. Interessanterweise verschlucken die verschiedenen brechenden Medien des Auges aber die dunklen Wärmestrahlen ungleich stark, und zwar besitzen Linse und Hornhaut ein stärkeres Absorptionsvermögen für dieselben als der Glaskörper.[2]

Auſser von den Wellenlängen und der Intensität der Beleuchtung hängt die Reaktion unsers Sehorgans gegen die einfachen Komponenten des gemischten Sonnenlichts aber noch von einer nicht unbeträchtlichen Anzahl andrer Bedingungen ab, zunächst von der Ausdehnung des Farbenbildes auf der Netzhaut, oder, was dasselbe sagen will, von dem Gesichtswinkel, unter welchem wir das farbige Objekt erblicken.[3] Die verschiedenen Beobachter, welche sich mit der hier berührten Frage eingehender beschäftigt haben, weichen hinsichtlich der absoluten von ihnen erhaltenen Zahlenwerte vielfach ab, darin aber stimmen sie überein, daſs für die meisten Pigmentfarben eine gewisse, für jede übrigens verschiedene kleinste Bildgröſse auf der Netzhaut existiert, bei welcher sie farblos, nach PLATEAUS Ausdruck wie eine kleine kaum wahrnehmbare Wolke, erscheinen, und daſs sie, bevor dieser Moment eingetreten ist, ihren Farbenton verändern. Im allgemeinen zieht also die Verkleinerung des Gesichtswinkels ganz ähnliche Folgen nach sich, wie die Verminderung der Beleuchtungsintensität.

Diese Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Gröſse des Netzhautbildes, also von der Zahl der erregten Netzhautpunkte, deutet zweifellos auf

---

[1] W. v. BEZOLD u. G. ENGELHARDT, *Stzber. d. kgl. Bayr. Akad. d. Wiss.* 1877. p. 227.

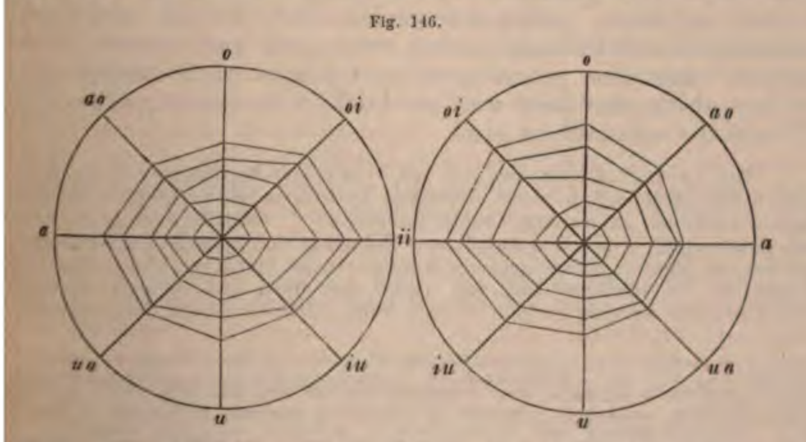
[2] KLUG, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 246.

[3] PLATEAU, POGGENDORFFS *Annal.* 1830. Bd. XX. p. 327. — VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* 1848. Bd. II. p. 154. — E. H. WEBER, *Arch. f. Anatom. u. Physiol.* 1849. p. 279. — AUBERT, *Abhandl. d. Schles. Ges.* Breslau 1861. p. 73; MOLESCHOTTS *Unters. zur Naturl.* 1862. VIII. p. 275; *Physiol. d. Netzhaut.* 1865. p. 129; *Handb. d. ges. Augenheilk.* etc. Bd. II. p. 537. — v. WITTICH, *Königsberger med. Jahrb.* 1864. Bd. IV. p. 37.

ine Summation örtlich getrennter Reize innerhalb des die Opticusfasern em-
fangenden Zentralorgans. Demgemäfs sehen wir denn auch nicht blofs die
Vergröfserung einer farbigen Fläche die Deutlichkeit der Farbenwahrnehmung
rhöhen, sondern bei Anwendung punktförmiger diskreter Reize die Vermehrung
hrer Zahl.[1]

Ein weiteres Moment, von welchem die Empfindung des Farbentons beeinflufst wird, ist der **Ort der Netzhaut**, auf welchem das Farbenbild zustande kommt, ob auf der Stelle des schärfsten Sehens, der *fovea centralis*, oder seitlich davon. Die erste Andeutung dieser sehr bemerkenswerten Thatsache rührt von PURKINJE her, welcher beobachtet hatte, dafs farbige Flächen farblos erscheinen, wenn ihre Bilder nicht auf zentrale, sondern auf periphere Abschnitte der Retina fielen. Späterhin wurden von AUBERT mit grofser Sorgfalt und Umsicht genauere Ermittelungen hierüber angestellt, aus welchen hervorging, dafs **die Empfindlichkeit für Farben vom Zentrum nach der Peripherie der Retina hin abnimmt, jedoch in verschieden grofsen Verhältnissen für die verschiedenen Meridiane derselben und für die verschiedenen Farbenqualitäten.** Farbige Flächen von bestimmter Gröfse, welche im Zentrum der Retina, am Orte des schärfsten Sehens, noch deutliche Farbenempfindungen auslösten, erschienen, wenn ihre Bilder bei unverrückter Lage des beobachtenden Auges allmählich auf weiter und weiter seitlich gelegene Teile der Retina projiziert wurden, um so früher farblos, je kleiner ihr Umfang war. Die beigefügte, nach AUBERTS Zahlenangaben entworfene Zeichnung (Fig. 146) läfst erkennen, in wie grofser Entfernung vom Fixations-

Fig. 146.



punkte, dem Punkte schärfsten Sehens also, blaue Quadrate von 1, 2, 4, 6, 8, 16 mm Seite noch als farbige Objekte wahrgenommen

[1] E. FICK, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVII. p. 52. — DOBROWOLSKY, ebenda 1885, Bd. XXXV. p. 536. — Vgl. dagegen CHARPENTIER, *Cpt. rend.* 1881. T. XCII. p. 92.

wurden, und zeigt zugleich, daſs die Abnahme der Empfindlichkeit nicht in allen Radien gleichmäſsig vor sich geht, in welchem Falle die durch den Versuch festgestellten Grenzlinien der einzelnen Zonen konzentrische Kreise bilden müſsten, sondern einen sehr unregelmäſsigen Gang befolgt, relativ am langsamsten auf den inneren nasenwärts gelegenen Abteilungen der Retinaflächen fortschreitet. AUBERTS Nachfolger[1] auf diesem Gebiete bezeichnen in vollkommener Übereinstimmung mit ihm die blaue Farbe (auf schwarzem Grunde) als diejenige, für welche die Empfindlichkeit auf den peripheren Abschnitten der Retina die verhältnismäſsig geringste Einbuſse erleidet, in bezug auf die Rangfolge der übrigen Farben differieren sie mit ihm und unter sich erheblich. Höchst wahrscheinlich erklärt sich dieser Mangel an Übereinstimmung aus individuellen Anlageverschiedenheiten des Sehorgans, jedenfalls liegt nicht der geringste Grund vor, Fehler der Versuchstechnik zu vermuten. In AUBERTS Augen vertrug von gleich groſsen farbigen Quadraten auf schwarzem Grunde das grüne den geringsten Grad seitlicher Verschiebung, dann folgten der Reihe nach das rote, gelbe und blaue. In den meisten Fällen verwandeln sich, gerade so wie bei ihrer Abschwächung durch allmählich wachsende Verdunkelung, die ursprünglichen Farbentöne vor ihrem gänzlichen Erlöschen in andre. Da NAGEL, LANDOLT und DONDERS[2] indessen behauptet haben, daſs auch sehr entlegene periphere Regionen der Retina immerhin sämtliche Farbenempfindungen zu erzeugen fähig sind, insofern die erloschenen Farbeneindrücke überall wieder hervorgerufen werden können, wenn man die objektive Reizgröſse genügend steigert, so darf mit AUBERT allgemein geschlossen werden, daſs die im vorstehenden besprochenen Verhältnisse nicht etwa auf qualitative Differenzen zwischen peripheren und zentralen Retinapartien zu beziehen, sondern nur als Differenzen von graduellem Charakter anzusehen sind.

Der Apparat, dessen man sich seit AUBERT zur Bestimmung dieses physiologisch und pathologisch gleich wichtigen Verhaltens der peripheren Netzhautregionen bedient, ist das sogenannte Perimeter.[3] Dasselbe besteht aus einem mit Gradteilung versehenen metallenen Halbringe von sphärischer Krümmung, welcher im Punkte seiner gröſsten Konvexität an einem vertikalen Stabe befestigt ist, an letzterem auf und nieder geschoben und zugleich um seinen Fixationspunkt beliebig gedreht werden kann. Das eine Auge des Beobachters

[1] SCHELSKE, *Arch. f. Ophthalm.* 1863. Bd. IX. Abth. 3. p. 39. — WOINOW, ebenda. 1870. Bd. XIV. Abth. 1. p. 212. — RAEHLMANN, *Üb. Farbenempfind. in d. periph. Netzhautpartien.* Diss. inaug. Halle 1872. — SCHIRMER, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 2. p. 194. — LANDOLT. *Annal. d'Oculistique.* 1874. p. 1. — SCHOEN *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1873. p. 175. — TREITEL, *Üb. d. Verhalten d. periph. u. centr. Farbenperception bei Atrophia n. optici.* Diss. inaug. Königsberg 1875. — DOBROWOLSKY, *Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. XII. 1876. p. 441. — KLUG, *Arch. f. Ophthalm.* 1875. Bd. XXI. Abth. 1. p. 250.

[2] LANDOLT, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1873. p. 356, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH etc. 1874. Bd. III. p. 70. — Vgl. ferner NAGEL. *Jahresber. f. Ophthalm.* 1872. p. 118. u. 1873. p. 105.

[3] AUBERT. *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 38, u. POGGENDORFFS Annal. 1861. Bd. CXV.: *Physiol. d. Netzhaut.* 1865. p. 116. — Auſserdem vgl. MOESER, Diss. inaug. Breslau 1869. u. *Handb. d. ges. Augenheilk.* etc. Bd. III. p. 56.

befindet sich im Zentrum des Kreises, dem der Bogen des Halbringes zugehört; das andre Auge wird durch einen eben daselbst passend aufgestellten Schirm verdeckt gehalten. Bei dem Versuche selbst wird der Drehungspunkt des Halbringes genau fixiert, während die farbigen Papierquadrate in einer zweckmäſsigen Umrahmung der Bogenkrümmung entlang verschoben werden, bis ihr Farbenton nicht mehr zu erkennen ist. Je nach der Drehung, welche man dem Halbringe erteilt hat, läſst sich natürlich sowohl der vertikale als auch der horizontale wie jeder beliebige andre Netzhautmeridian der Prüfung unterziehen.

Den bereits angeführten Momenten, welche für das Zustandekommen einfacher Farbenempfindungen von Wichtigkeit sind, reihen sich endlich noch drei andre an, die Qualität des Lichteindrucks, welchen die Umgebung der betrachteten Farbe hervorbringt, die Zeitdauer der Erregung, und der von vielerlei teils physiologischen teils pathologischen Verhältnissen abhängige Zustand des Sehorgans, seiner zentralen und peripheren Endapparate. Betreffs des ersten Punktes verweisen wir auf die Besprechung der Kontrastfarben (s. u.); hinsichtlich des zweiten ist Kunkel[1] unter A. Ficks Leitung zu folgenden Sätzen gelangt. Alle Farben des Spektrums bedürfen einer gewissen für jede verschiedenen Einwirkungszeit, um als solche richtig erkannt zu werden. Für spektrales Rot, Grün und Blau von ungefähr gleicher Helligkeit variieren die zur Auslösung des Empfindungsmaximums erforderlichen Erregungszeiten beziehungsweise zwischen 0,0573, 0,133 und 0,0916 Sekunden. Zu einem sehr abweichenden Resultate gelangt freilich unter Benutzung des gleichen Versuchsverfahrens Lamansky[2], insofern nach ihm der entsprechende Zeitwert für Blau nicht wie bei Kunkel gröſser, sondern mindestens dreimal kleiner als derjenige für Rot ausfiel. Bei allzu kurzer Reizdauer kommt entweder nur Lichtempfindung und keine Farbenempfindung zustande oder aber eine Farbenempfindung von andrem Charakter als dem zu erwartenden. Unterbricht man z. B. die Erregung, welche ein Lichtstreifen von spektralem Grün auf unsrer Netzhaut hervorbringt, in dem Augenblick, wo die ausgelöste Empfindung ein Maximum von Helligkeit erreicht hat, so erhält man statt der Empfindung von Grün eine solche von blendendem Gelb, und erst bei Verlängerung der Reizdauer erhält man einen Eindruck von der gewohnten Beschaffenheit. Es wir dalso im vorliegenden Falle ein Effekt hervorgerufen, wie er nach Helmholtz und nach Chodin[3] auch bei anhaltender Betrachtung reinen spektralen Grüns durch Steigerung der Beleuchtungsintensität erzielt werden kann. Über die Deutung, welche Kunkel seiner Beobachtung gibt, werden wir an einem Orte zu sprechen haben, wo die Bedingungen, von

---

[1] Kunkel, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 197.
[2] Lamansky, *Arch. f. Ophthalm.* 1871. Bd. XVII. Abth. 1. p. 123.
[3] Helmholtz, *Physiol. Optik.* p. 319. — Chodin. a. a. O.

welchen die Intensität einer Lichtempfindung im allgemeinen abhängt, näher erörtert werden sollen.

Ebenso wie beim motorischen Nerven die Dauer des elektrischen Reizes, welcher eine Zuckung auslösen soll, innerhalb gewisser Grenzen mit der Intensität desselben in umgekehrtem Verhältnis ab- und zunimmt, ebenso erleiden die oben angegebenen Zeitwerte des Farbenreizes eine Verkleinerung bei wachsender, eine Vergrößerung bei abnehmender Beleuchtungsintensität.[1] Die Wichtigkeit des veränderlichen Zustandes unsers Sehorgans, des letzten hier in Betracht zu ziehenden, die Entstehung der Farbenempfindungen beeinflussenden Faktors, ist selbstverständlich. Sehr evident macht sich derselbe geltend bei den individuellen Schwankungen, welche die Untersuchung der Farbenempfindlichkeit auf zentralen und peripheren Netzhautpartien ergeben hat. Unzweifelhaft sind es auch Erregbarkeitsmodifikationen der Retina, oder allgemeiner ausgedrückt der Sehsinnsubstanz, welche bedingen, daſs einfarbige Flächen bei dauernder Betrachtung schlieſslich farblos erscheinen[2], und daſs stundenlang fortgesetzte Beleuchtung der Retina mit monochromatischem Licht, was man am bequemsten durch den zeitweiligen Gebrauch roter (nur für rotes Licht durchgängiger) Brillen erreicht[3], das Perceptionsvermögen für die entsprechende Farbe aufhebt oder mindestens erheblich schwächt. Ganz besonders klargelegt wird die Bedeutung dieses Moments durch die Erfahrung[4], daſs Steigerung des intraokularen Drucks durch sanfte Kompression des Bulbus das Vermögen der Farbenwahrnehmung erheblich schwächt und schlieſslich ganz auslöscht.

Nachdem wir somit die Wirkungsweise der homogenen nicht weiter zerlegbaren Farbenstrahlen des Sonnenspektrums und die ihnen im wesentlichen entsprechende der allerdings niemals ganz homogenen (s. u.) Pigmentfarben, ferner die Bedingungen, von welchen dieselbe abhängt, kennen gelernt haben, bleibt uns die wichtige Untersuchung des physiologischen Effekts, welchen je zwei oder mehrere der einfachen Strahlen bei gleichzeitiger Einwirkung auf den Opticus hervorbringen, übrig. Wir haben schon erfahren, daſs die gleichzeitige Einwirkung aller farbigen Strahlen in der Mischung, wie sie das Sonnenlicht enthält, eine einfache Empfindung, die wir als Empfindung der weiſsen Farbe bezeichnen, bedingt. Der Beweis ist einmal durch die Zerlegbarkeit des weiſsen Sonnenlichts in die Spektralfarben geführt, zweitens auf umgekehrtem Wege durch die Wiedervereinigung der Spektralfarben zu weiſsem Licht, wenn sie mit Hilfe der sogleich zu nennenden Methoden zur gleichzeitigen Einwirkung auf die Netzhaut gebracht

[1] BURCKHARD u. FABER, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 127. — KUNKEL, a. a. O.
[2] AUBERT, *Handb. d. ges. Augenheilk.* etc. 1876. Bd. II. p. 557.
[3] BOKOWA, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1863. Bd. XVII. p. 161.
[4] REICH, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1874. p. 247.

erden, leicht zu führen. Ebenso kann auch aus der gleich-itigen Einwirkung von nur zwei oder mehreren Lichtstrahlen on verschiedener Wellenlänge statt einer **Doppelempfindung** ne unserm subjektiven Urteil nach **einfache** Empfindung her-orgehen.

Die Qualitäten dieser neuen Empfindungskategorien, d. h. also e **Farben**, welche bei dem Zusammentreffen von je zwei oder ei **einfachen** Wellenarten auf einer und derselben Netzhaut-elle in allen möglichen Kombinationen entstehen, sind erst durch ELMHOLTZ[1] richtig festgestellt, die Irrtümer der alten Farbenlehre nd ihre Ursachen einleuchtend nachgewiesen worden. Man hatte sich sher meistens darauf beschränkt, die Mischfarben an gemischten igmenten, anstatt an gemischten reinen Ätherwellen, wie sie das risma schafft, zu studieren und war dadurch zu mannigfachen ehlschlüssen verleitet worden. Das Nähere der alten Farbenlehre üssen wir als aus der Physik bekannt voraussetzen. Zu über-schenden neuen Resultaten gelangte HELMHOLTZ, als er den phy-ologischen Effekt der Vermischung reiner durch das Prisma her-estellter einfacher Spektralfarben untersuchte.

Die Versuchsmethode ist kurz folgende. In einen schwarzen Schirm erden zwei gleichlange schmale Spalten eingeschnitten, die mit ihren unteren nden unter einem rechten Winkel zusammenstofsen; beide Spalten werden eichmäfsig von weifsem Licht erleuchtet und aus einiger Entfernung durch n Fernrohr betrachtet, vor dessen Objektiv das zerlegende Prisma mit vertikal richteter Kante des brechenden Winkels befestigt ist. Man sieht dann von der der beiden schiefen Spalten ein Spektrum in Form eines schiefwinkeligen arallelogramms; die beiden Spectra der beiden Spalten decken sich aber teil-eise so, dafs jeder Farbenstreifen des einen jeden des andren an einer Stelle es von beiden gemeinschaftlich bedeckten Raums schneidet und somit gleich-itig alle **möglichen Kombinationen von je zwei einfachen Spek-ralfarben** gebildet werden. Durch besondere mit gewohntem Scharfsinn sgedachte Vorrichtungen sorgte HELMHOLTZ dafür, dafs man jede Stelle, an elcher zwei bestimmte Farben sich decken, isoliert beobachten konnte, ohne urch gleichzeitig auf andre Teile der Netzhaut fallende Farben in der Beur-ilung der Mischfarbe gestört zu werden, dafs ferner die Intensität jeder der eiden Konstituenten beliebig zu vergröfsern und zu verkleinern war. Folgende wei einfachere Methoden können ebenfalls zur Untersuchung des Resultats der leichzeitigen Einwirkung verschiedener Lichtarten auf die Netzhaut benutzt erden. Man stellt eine ebene Glasplatte senkrecht auf eine schwarze Unter-age, legt auf letztere vor der Platte ein farbiges Objekt und in gleichem Ab-tand hinter dieselbe ein andersfarbiges Objekt (z. B. farbige Oblaten) und lickt nun schräg von oben unter einem solchen Winkel gegen die Vorder-läche der Platte, dafs das direkt durch letztere gesehene hintere Objekt und as gespiegelte vordere Objekt sich decken, d. h. auf derselben Netzhautstelle ich abbilden.[2] Oder man benutzt die unten genauer zu besprechende Nachdauer der Lichtempfindungen, indem man auf dieselbe Stelle der Netzhaut die beiden Farben, deren Mischungseffekt man untersuchen will, so rasch nacheinander

---

[1] HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1852. p. 460, u. *Physiol. Optik.* p. 272. — Vgl. ferner GRASSMANN, POGGENDORFFS *Annalen*. 1853. Bd. LXXXIX. p. 69.

[2] LAMBERT, *Photometria*. p. 527.

einwirken läſst, daſs die von der einen Farbe erzeugte Empfindung noch fortbesteht, während bereits die zweite auf dieselben Empfindungsapparate einwirkt. Man erreicht dies mit Hilfe der sogenannten Farbenkreisel, d. h. rasch vor dem Auge rotierender Scheiben, auf deren Sektoren die zu mischenden Farben nebeneinander aufgetragen sind, ein Verfahren, welches nach AUBERT zuerst von MUSCHENBROEK eingeführt zu sein scheint und seine vollkommenste Gestalt durch MAXWELL erhalten hat.[1]

Warum die Erscheinungen bei Vermischung von Pigmenten in Pulverform oder auch in Lösung sich ganz anders gestalten als bei der Mischung von Spektralfarben, oder warum derselbe blaue und gelbe Farbstoff, welche auf dem Farbenkreisel nebeneinander aufgetragen die Mischempfindung des Weiſs erzeugen, bei direkter Mischung ein grün erscheinendes Gemenge geben, hat HELMHOLTZ aufgeklärt. Das Licht, welches ein Gemisch von zwei Pigmenten reflektiert, ist keineswegs eine Mischung der Lichtarten, welche jedes derselben für sich reflektiert, sondern besteht aus solchen Ätherwellen, welche von keinem der beiden Pigmente absorbiert werden. Haben wir ein pulverartiges Pigment, so wird nur ein relativ kleiner Teil des auffallenden weiſsen Lichts von der Oberfläche reflektiert, der gröſste Teil dringt ein, geht durch die Pigmentteilchen hindurch und wird successive von den Oberflächen der tieferen Pigmentteilchen reflektiert. Bei dem Durchgange durch dieselben verliert das weiſse Licht durch Absorption einen Teil der in ihm enthaltenen farbigen Konstituenten, das von den tieferen Schichten reflektierte Licht besteht daher nur aus den nichtabsorbierten Farbenstrahlen, ist um so tiefer gefärbt, je dicker die Pigmentschicht, je vollständiger daher die Absorption. Haben wir nun eine Mischung von zwei Pigmenten, so kann das aus der Tiefe reflektierte Licht, welches so bedeutend über die geringe von der Oberfläche reflektierte Lichtmenge überwiegt, daſs es für das Auge die Farbe der Mischung bestimmt, nur ein solches sein, welches von keinem der beiden Pigmente absorbiert wird, bei einer Mischung eines blauen und gelben Pigments also solches, welches sowohl von den blauen als den gelben Teilchen durchgelassen wird. Nun läſst das blaue Pigment von dem weiſsen Licht die grünen, blauen und violetten Strahlen, das gelbe Pigment die roten, gelben und grünen Strahlen passieren, durch die Mischung können also nur die grünen Strahlen, welche von beiden durchgelassen werden, zum Auge dringen.

Die Empfindungen, welche als Reaktionen der gleichzeitigen Erregung einer Netzhautstelle durch zwei oder mehrere Ätherwellenarten von verschiedener Schwingungsdauer auftreten, sind im allgemeinen verschieden von den Empfindungen, welche die einfachen Lichtarten des Spektrums erzeugen, und werden von HELMHOLTZ in Purpur, Weiſs und Übergangstöne zwischen Weiſs und Purpur oder Weiſs und Spektralfarben unterschieden.

Purpur entsteht, wenn das Auge gleichzeitig von Wellen gröſster und geringster Schwingungsdauer (innerhalb der Grenzen des „sichtbaren Spektrums") getroffen wird, ein gesättigter Purpur durch Vermischung roten und violetten Lichts, ein weniger gesättigter, Rosenrot, durch Vermischung von brechbarstem Blau und Orange.

Weiſs wird erzeugt durch die gleichzeitige Einwirkung aller Ätherwellen des Spektrums und durch die Vermischung ver-

[1] Vgl. AUBERT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Leipzig 1876. Bd. II. p. 522. — MUSCHENBROEK, *Introductio ad philosophiam*. 1768. T. II. 1820. — MAXWELL, *Transact. of the Royal Society of Edinburgh*. 1855. Vol. XXI. p. 275.

schiedener Paare von Spektralfarben. Zwei Farben, d. h. zwei Ätherwellenarten von bestimmter Wellenlänge, welche in einem bestimmten Verhältnis gemischt die Empfindung Weiſs hervorbringen, nennt man komplementäre Farben. Während Helmholtz, wie vor ihm schon Lambert, ursprünglich nur ein solches Farbenpaar im Spektrum gefunden hatte, Indigoblau und Gelb von bestimmten Wellenlängen, haben seine fortgesetzten Untersuchungen ergeben, daſs zu jeder einfachen Farbe des Spektrums, ausgenommen das Grün, eine andre einfache Farbe des Spektrums als komplementäre gehört.[1] Die Reize, welche die Empfindung des Weiſs hervorrufen, sind demnach qualitativ ungemein verschieden, nichtsdestoweniger aber bleibt die Botschaft, welche unserm Bewuſstsein zugeht, stets die gleiche. Mit Namen bezeichnet sind folgende Farbenpaare komplementär:

Rot	und	Grünlich-Blau
Orange	,,	Cyanblau
Gelb	,,	Indigoblau
Grünlich-Gelb	,,	Violett,

ein Resultat, welchem sich Auberts[2] mittels des Farbenkreisels erlangte Ergebnisse auf das engste anschlieſsen.

Warum es bei Versuchen mit Spektralfarben leichter gelingt durch Vermischung von spektralem Gelb und Indigblau als durch Vermischung der übrigen komplementären Farben die Empfindung des Weiſs zu erlangen, hat Helmholtz namentlich aus folgenden Verhältnissen erklärt. Da, wie bei der Lehre von der Chromasie des Auges erörtert worden ist, die Vereinigungspunkte verschiedener Farbenstrahlen im Auge nicht zusammen- sondern hintereinanderfallen, ist es unmöglich, gleichzeitig z. B. für violette und grünlichgelbe Strahlen, deren Brechbarkeitsdifferenz sehr erheblich ist, akkommodiert zu sein. Richtet man das Auge für die violetten Strahlen ein, so bilden die gelben Zerstreuungskreise, und umgekehrt. Um beide Farben völlig auf der Netzhaut zum Decken zu bringen, ist es aber nötig, einen mittleren Akkommodationsgrad anzunehmen, bei welchem beide Farbenstrahlen gleich groſse Zerstreuungskreise bilden. Dies gelingt aber nicht leicht und zwar um so schwerer, je weiter die Vereinigungspunkte beider Farben, je entfernter also die Farben im Spektrum auseinanderliegen, am schwierigsten daher bei Violett und grünlichem Gelb, bei Rot und Grünlichblau, leichter bei Cyanblau und Goldgelb, Indigblau und Gelb.

Da zu jeder einzelnen Farbe, Gelb, Blau u. s. w., Ätherwellen von sehr verschiedener Wellenlänge gehören, so ist es zur genauen Definition zweier komplementärer Farben unerläſslich, ihre Wellenlängen anzugeben. Helmholtz hat deshalb entsprechende Messungen ausgeführt; die folgende Tabelle enthält das Ergebnis seiner Untersuchungen auf Hunderttausendteile eines mm reduziert.

---

[1] Lambert, *Photometria*. 1760. § 1190. p. 527. — Helmholtz, *Arch. f. Anat. u. Phys.* 1852. p. 475, u. *Physiol. Optik*. p. 279.

[2] Aubert, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. Graefe u. Th. Saemisch. Bd. II. p. 524, u. *Physiol. d. Netzhaut*. Breslau 1865. p. 165.

Farbe.	Wellenlänge.	Komplementär-Farbe.	Wellenlänge.	Verhältnis der Wellenlängen
Rot	6547	Grünblau	4908	1,334
Orange	6058	Blau	4884	1,240
Goldgelb	5837	Blau	4841	1,206
Goldgelb	5724	Blau	4808	1,190
Gelb	5656	Indigblau	4633	1,221
Gelb	5629	Indigblau	4606	1,222
Grüngelb	5621	Violett	von 4320 ab	1,301

Aus der letzten Kolumne der Tabelle ergibt sich, dafs k
konstantes Verhältnis zwischen den Wellenlängen verschiede
Komplementärfarben existiert. Im oberen Teil der Tabelle seh
wir die Verhältniszahl allmählich abnehmen, im unteren wieder
nehmen. Das Grün hat keine einfache Komplementärfarbe
Spektrum, sondern nur eine zusammengesetzte, den durch V
mischung von Violett und Rot entstehenden Purpur.

Es ist hier wohl der geeignetste Ort, des Vergleichs zu gedenk
welchen HELMHOLTZ[1] zwischen Licht- und Tonwellenlängen unter der Vor
setzung angestellt hat, dafs das Licht der Linie *A* im spektralen Rot d
Ton *G* entspreche. Die den folgenden Stufen der Tonleiter entsprechen
Farben ergibt dann die beigefügte Tabelle, in welcher die Mafse der Well
längen Hunderttausendteile eines mm bedeuten.

Wellenlänge.			Entsprechende Farbe.	FRAUNHOFERsche Linie mit ihrer Welle länge.
Ton	C = 1 G =	7617		
Fis	64/45	8124	Ende des Rot	
G	3/4	7617	Rot	A 7617
Gis	32/25	7312	Rot	
A	6/5	6771	Rot	B 6878
B	10/9	6347	Rotorange	C 6564
H	16/15	6094	Orange	
C	1	5713	Gelb	D 5888
Cis	24/25	5217	Grün	E 5260
d	8/9	5078	Grünblau	
es	5/6	4761	Cyanblau	F 4843
e	4/5	4570	Indigoblau	
f	3/4	4285	Violett	G 4291
fis	32/45	4062	Violett	
g	2/3	3808	Überviolett	H 3929
gis	16/25	3656	Überviolett	
a	3/5	3385	Überviolett	M 3657
b	5/9	3173	Überviolett	
h	8/15	3047	Ende des Sonnenspektrums	R 3091

Es würde hiernach das Sonnenspektrum in musikalischen Intervall
ausgedrückt eine Oktave und eine Quarte umfassen.

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*. p. 236.

LISTING, welcher die Schwingungszahlen der Spektralfarben einer ähnlichen Betrachtung unterwarf, wie HELMHOLTZ die Wellenlänge derselben, glaubte gefunden zu haben, daſs diejenigen der reinsten Farbentöne eine arithmetische Progression bildeten, in welcher die Differenz zweier benachbarten Glieder sich annähernd konstant auf 48 Billionen berechnen lieſse, die Endglieder (Braun und Lavendel) nahezu im Verhältnis der Oktave zueinander ständen. PREYER und CHODIN haben sich indessen nach sorgfältiger Prüfung der LISTINGschen Angaben gegen die Gültigkeit des von ihm aufgestellten Gesetzes ausgesprochen.[1]

Die Lichtmengen zweier einfacher Spektralfarben, welche bei ihrer Vermischung Weiſs geben, erscheinen dem Auge nicht immer gleich groſs; es erscheint zwar das Cyanblau ungefähr gleich hell wie das komplementäre Orange, dagegen aber Violett, Indigoblau und Rot entschieden dunkler als die dazu gehörigen Mengen der in obiger Tabelle genannten Komplementärfarben. Daraus folgt, daſs die verschiedenen Farben eine verschieden färbende Kraft oder, wie HELMHOLTZ sich ausdrückt, einen verschiedenen Sättigungsgrad besitzen und sich in dieser Beziehung zu folgender absteigenden Reihe ordnen:

Violett
Indigoblau
Rot Cyanblau
Orange Grün
Gelb.

HELMHOLTZ hat folgende Helligkeitsverhältnisse komplementärer Farbenmengen bei verschiedenen Graden der absoluten Lichtstärke gefunden:

	Bei starkem Licht:	Bei schwachem Licht:
Violett zu Grüngelb	1 : 10	1 : 5
Indigo zu Gelb	1 : 4	1 : 3
Cyanblau zu Orange	1 : 1	1 : 1
Grünblau zu Rot	1 : 0,44	

Für die Qualität der Empfindungen, welche bei gleichzeitiger Einwirkung andrer nicht komplementärer Paare einfacher Spektralfarben auf die Netzhaut entstehen, hat HELMHOLTZ folgende allgemeine Regel aufgestellt. Die Mischung zweier solcher Farben, deren Abstand im Spektrum geringer ist als der der Komplementärfarben, gibt eine der zwischen ihnen liegenden Farben, welche um so mehr ins Weiſs zieht, je gröſser der Abstand der beiden Farben, und um so gesättigter ist, je geringer derselbe. Die Mischung zweier Farben, deren Abstand gröſser als der von Komplementärfarben ist, gibt entweder Purpur oder eine Farbe, die zwischen einer der gemischten und dem entsprechenden Ende des Spektrums liegt, die Mischfarbe ist desto gesättigter, je gröſser, und desto

---

[1] LISTING, *Verhandl. d. Vers. d. Deutschen Naturf.* etc. Hannover 1866. p. 92, u. POGGENDORFFs *Annalen.* 1867. Bd. CXXXI. p. 564. — PREYER, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturwissensch.* 1870. Bd. V. p. 376. — CHODIN, a. a. O.

weiſslicher, je kleiner der Abstand der gemischten Spektralfarben ist. Die folgende Tabelle zeigt die sämtlichen Mischfarben übersichtlich. An der Spitze der vertikalen und horizontalen Kolumnen stehen die einfachen Farben, die Felder, in denen die vertikale und horizontale Kolumne zweier Farben sich schneiden, enthalten die Bezeichnung der dadurch erzeugten Mischfarbe (wobei dk. dunkel, wſs. weiſslich bedeutet).

	Violett	Indigblau	Cyanblau	Blaugrün	Grün	Grüngelb	Gelb
Rot	Purpur	dk. Rosa	wſs. Rosa	Weiſs	wſs. Gelb	Goldgelb	Orange
Orange	dk. Rosa	wſs. Rosa	Weiſs	wſs. Gelb	Gelb	Gelb	
Gelb	wſs. Rosa	Weiſs	wſs. Grün	wſs. Grün	Grüngelb		
Grüngelb	Weiſs	wſs. Grün	wſs. Grün	Grün			
Grün	wſs. Blau	Wasserblau	Blaugrün				
Blaugrün	Wasserblau	Wasserblau					
Cyanblau	Indigblau						

Es geht aus dieser Tabelle hervor, daſs die Zahl der durch alle einfachen Kombinationen zweier Spektralfarben erzeugten Empfindungen nicht der Zahl dieser Kombinationen gleich, sondern geringer ist, da eine und dieselbe Mischfarbe durch verschiedene Kombinationen erzeugt werden kann, ebenso wie das Weiſs durch eine Anzahl von Komplementärpaaren entsteht. Mischen wir mehr als zwei einfache Spektralfarben, so entstehen ebenfalls keine neuen Farben mehr. Alle möglichen Farbenempfindungen reduzieren sich auf die gesättigten prismatischen Farben neben dem gewissermaſsen das Rot und Violett verbindenden Purpur, und alle die Abstufungen (Nüancen nach Aubert) dieser Farben, welche durch Vermischung derselben mit verschiedenen Mengen weiſsen Lichts erzeugt gedacht werden können, also die verschiedenen Sättigungsstufen der Farbentöne des Spektrums (und des Purpurs). Einzelne dieser verschiedenen Sättigungsstufen werden in der Sprache mit besonderen Farbennamen belegt, z. B. weiſslicher Purpur mit Rosa; auſserdem unterscheidet aber die Sprache auch noch mit besonderer Benennung Farbenempfindungen, deren objektive Ursachen nur durch ihre Intensität nicht durch die Qualität differieren; der Eindruck von lichtschwachem Weiſs wird als Grau, von lichtschwachem Gelb oder Rot als Braun bezeichnet. Somit ergibt sich, daſs jeder beliebige Farbeneindruck von drei variablen Gröſsen bestimmt wird: der Lichtstärke, dem Farbentone und seinem Sättigungsgrade, mit andern Worten, daſs jeder Farbeneindruck

argestellt werden kann als Funktion von drei Variablen: der Quantität gesättigten farbigen Lichts, der Quantität demselben ugemischten weifsen Lichts und der Wellenlänge des farbigen Lichts.

Die Empfindlichkeit der einzelnen Farben gegen Beimengung andrer ist erschieden grofs. Die ersten Angaben hierüber rühren von AUBERT[1] her, welcher durch Versuche mittels des Farbenkreisels, also an Pigmentfarben, onstatierte, dafs eine ultramarinblaue Kreisfläche ihren Farbenton schon merklich ändert, wenn man den 1/360 Teil derselben mit Orange überdeckt und eide nebeneinander liegende Farben durch schnelle Rotation zur Deckung uf der Retina bringt. Andre Pigmentfarben bedurften gröfserer Zusätze. Sodann haben HELMHOLTZ und seine Schüler, MANDELSTAMM und DOBROWOLSKY[2], die Empfindlichkeit einfacher Spektralfarben gegen Beimengung andersfarbigen homogenen Lichts geprüft und sich dabei des früher schon erwähnten Ophthalmometers bedient, dessen Doppelplatten im vorliegenden Falle aber nicht auf ein zu messendes Objekt, sondern auf ein Farbenspektrum gerichtet wurden. Da die Drehung der Ophthalmometerplatten bekanntlich die Entstehung zweier kongruenten Bilder von dem betrachteten Gegenstande, welche sich durch seitliche Verschiebung aus dem ursprünglich einfach gesehenen Objekte zu entwickeln scheinen, bewirkt, so kann durch den gleichen Handgriff jederzeit auch ein Doppelbild des Spektrums hergestellt werden, bei dessen allmählicher Ausbildung zunächst aber die einzelnen Farben übereinander hinweg verschoben werden. Sondert man mittels eines im Okular des Ophthalmometers angebrachten Spalts bestimmte Farbenabschnitte aus, so läfst sich deshalb aus dem Drehungswinkel der Ophthalmometerplatten auch leicht angeben, wie grofs die Verschiebung für jeden solchen Abschnitt ausfallen mufs, um eine merkliche Farbenveränderung herbeizuführen, und aus dem Verhältnis der erhaltenen Zahlwerte ein Mafs für die Empfindlichkeitsdifferenz der einzelnen Spektralregionen gegen Beimengung andersfarbigen Lichts gewinnen. Was das Versuchsergebnis selbst anlangt, so fanden beide Beobachter die gröfste Empfindlichkeit für Unterschiede im Farbentone im Gelb (Linie *D*), demnächst folgte Blaugrün (Linie *F*), sodann Blaugrün (zwischen Linie *E* und *F*). Eine bei weitem geringere Empfindlichkeit besitzen die indigblauen Farbentöne (Linie *G*), Grün und Violett, die geringste, Rot (Linie *B*). Vergleicht man diese Resultate MANDELSTAMMS und DOBROWOLSKYS mit denjenigen VIERORDTS, welcher monochromatische Lichtarten mit gemessenen Quantitäten gemischten weifsen Lichts mengte (a. o. p. 450), so stellt sich heraus, dafs das spektrale Gelb unter allen Spektralfarben die höchste Empfindlichkeit gegen Beimengung andersfarbigen homogenen, die geringste aber gegen Beimengungen weifsen Lichts besitzt. Während VIERORDT aus seinen Beobachtungen folgert, dafs das spektrale Gelb die intensivste Farbe des Spektrums ist, mufs aus den Beobachtungen von MANDELSTAMM und DOBROWOLSKY im Sinne von HELMHOLTZ geschlossen werden, dafs dem spektralem Gelb die geringste färbende Energie, der geringste Sättigungsgrad inwohnt. Soll dieser Widerspruch gelöst werden, so müfste man annehmen können, dafs die Helligkeit einer Spektralregion, d. i. die intensive Empfindung, welche sie auslöst, von der Farbenempfindung, d. i. der qualitativen, welche sie gleichfalls bedingt, unabhängig ist.

Die systematische Ordnung der Farben, welche sich auf dieses Gesetz begründen läfst, überweisen wir der Physik zur

[1] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 151.
[2] MANDELSTAMM, *Arch. f. Ophthalm.* 1867. Bd. XIII. Abth. 2. p. 399, u. DOBROWOLSKY, ebenda. 1872. Bd. XVIII. Abth. 1. p. 66.

näheren Bestimmung.[1] Dagegen ist hier der Ort, die wichtige schon früher (p. 313) angedeutete Frage aufzunehmen, durch welche Einrichtung unser Sehorgan befähigt wird, die Masse der Licht- und Farbenempfindungen genau nach ihren verschiedenen Qualitäten zu sondern. Eine bestimmte Antwort ist freilich zur Zeit nicht möglich und wird wohl immer nur in Form einer Hypothese zu erteilen sein, aber einige Gesichtspunkte werden sich dennoch bezeichnen lassen, welche als Führer in dem Labyrinth der Erscheinungen dienen können. Wir werden uns dieserhalb vor allem daran erinnern müssen, daſs an unserm Sehorgan ebenso wie bei den übrigen Sinnesorganen ein peripherer und ein zentraler Endapparat zu unterscheiden ist, welche unter sich durch einen Nervenstamm von gleichen anatomischen und physiologischen Eigenschaften, wie die andern Nervenstämme unsers Körpers, verbunden werden. Dem Prinzipe gemäſs, welches den Inhalt der noch immer für unerschüttert zu erachtenden Lehre von den spezifischen Sinnesenergien bildet, werden wir daher an der peripherischen Ausbreitung des Sehnerven Vorrichtungen vermuten dürfen, welche für qualitativ verschiedene Lichtreize, also für die verschiedenen Wellenlängen der Farbenstrahlen gleichsam zugerichtet, jede für sich mindestens vorzugsweise nur durch Strahlen von bestimmter Wellenlänge erregt werden können und ihren Bewegungszustand als Reize bestimmten mit ihnen zusammenhängenden Opticusfasern übertragen. Die Thätigkeit der letzteren teilt sich schlieſslich gewissen ungleichartig beschaffenen Zentralorganen mit und wird von diesen kraft ihrer spezifischen Energie in verschiedene psychische Formen gebracht, d. h. zu qualitativ verschiedenen Empfindungen verarbeitet. Nur äuſserst triftige Gründe könnten uns zwingen das eben entworfene allgemeine Schema aufzugeben und etwa daran zu denken, den verschiedenen Lichtreizen die Fähigkeit zu vindizieren, qualitativ verschiedene Reizzustände nicht nur in der Retina, sondern durch diese gleichzeitig in den Opticusfasern und in den Zentralorganen auszulösen, die mannigfachen Empfindungsqualitäten also auf qualitativ verschiedene Erregungszustände einer von der Retina bis zum Gehirnende des Opticus sich erstreckenden, im wesentlichen gleichartig gebauten nervösen Substanz zurückzuführen. Einem solchen Unternehmen würde die Thatsache, daſs sich der Opticus von den übrigen Körpernerven in keiner Beziehung unterscheidet, und daſs die Aktion der Nervenröhren überall nur eine einzige unveränderliche Form besitzt, unüberwindliche Schwierigkeiten bereiten.

Darf somit angenommen werden, daſs das M i t t e l, durch welches unser Bewuſstsein über qualitative Unterschiede der Lichtwellen unterrichtet wird, nur nach einer einzigen Richtung hin ge-

[1] Vgl. HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 282. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut* etc. p. 170, s. *Handb. d. ges. Augenheilk.* etc. Bd. II. p. 524.

ht werden kann, so bleibt eine andre wichtige Frage, wie grofs
Zahl der einzelnen durch unser Sehorgan ausgelösten
pfindungsqualitäten ist, immer noch unerledigt. Wir dürfen
ht zweifeln, dafs jedes percipierende Flächenelement der Retina
g ist, sämtliche früher genannten Farbenempfindungen mit allen
n durch Ton, Sättigung und Intensität bedingten Variationen
uns wachzurufen, und damit ist zugleich gesagt, dafs bei der
mlichen Beschränktheit jenes Elements den scheinbar zahllosen
ihm vermittelten Empfindungsqualitäten nicht zahllose spezifisch
schiedene Endapparate entsprechen können, dafs vielmehr in
em Retinaelement eine sehr beschränkte Zahl derselben und folg-
in Wirklichkeit eine ebenfalls sehr beschränkte Zahl differenter
pfindungsqualitäten, sogenannter Grundempfindungen, existie-
kann. Die Schwierigkeit liegt nur darin, sich über die Natur
selben Gewifsheit zu verschaffen, und wenn eine Einigung da-
er möglich ist, zu zeigen, auf welche Weise aus relativ wenigen
ndempfindungen die ganze Menge der überhaupt vorhandenen
benempfindungen zu resultieren vermag. Der erste Versuch,
den Thatsachen im ganzen Rechnung tragende Hypothese auf-
tellen, rührt aus dem Anfange unsers Jahrhunderts von THOMAS
UNG[1] her. Lange Zeit unbeachtet, wurde die YOUNGsche
pothese erst durch HELMHOLTZ[2] und MAXWELL[3] der Vergessen-
t entrissen und weiter entwickelt. Die Grundzüge sind kurz
ende. Zu jedem sensiblen Element der Netzhaut gehen je drei
zifisch verschiedene Nervenfasern. Diese drei Arten von Nerven-
ern unterscheiden sich voneinander sowohl durch die Qualität
Empfindung, welche sie im Erregungszustande erzeugen, als auch
rch ihre Erregbarkeit für Ätherwellen von verschiedener Länge.
izung der einen Art erzeugt stets rote, Reizung der zweiten Art
üne, Reizung der dritten Art violette Farbenempfindung. Jede
serklasse wird zwar durch alle homogenen Lichtarten des Spek-
ms erregt, aber in sehr verschiedenem Mafse, und zwar werden
Farben, welche die rote Empfindung erzeugen, am stärksten
rch die längsten Ätherwellen, die, welche die grüne Empfindung
eugen, am stärksten durch die Wellen von mittlerer Länge, und
dlich die, welche violette Empfindung erzeugen, am stärksten durch
Wellen geringster Länge erregt. Die Dreifasertheorie von
OUNG-HELMHOLTZ, wie man sie kurz genannt hat, reduziert dem-
ch die Farbenempfindungen auf drei elementare Qualitäten, drei
rundempfindungen oder drei subjektive Grundfarben,
hl zu unterscheiden von den in älteren Farbentheorien eine grofse

[1] THOM. YOUNG, *A Course of Lectures on natur. philosophy.* London 1807. Vol. I. p. 439, II. p. 70. 617, 637.
[2] HELMHOLTZ, *Üb. d. Theorie d. zusammengesetzten Farben.* Habilitationsschrift. Königs- 1852.
[3] MAXWELL, *Philosoph. Transact.* 1860. Vol. CL. p. 57.

Rolle spielenden drei objektiven Grundfarben (in der Regel rot, gelb und blau), welche in wechselnden Quantitäten gemischt die objektiven Farben zusammensetzen sollten. Jene Grundempfindungen entwickeln sich, wenn die entsprechende Nervenfaserart durch die adäquaten Ätherwellen stark erregt wird, während die beiden andern Faserarten nur schwach darauf reagieren; die in den Grundempfindungen nicht vertretenen Farbenempfindungen, einfaches Gelb, Blau und Weiſs, entstehen durch eine mehr oder weniger gleich starke Erregung zweier oder aller drei Faserarten. So erhalten wir die Empfindung des Gelb, wenn das seinem physiologischen Effekt nach als gelb bezeichnete Licht gleichzeitig mäſsig stark die rot- und grünempfindenden, schwach dagegen die violettempfindenden Fasern erregt; die blaue Empfindung wird hervorgerufen, wenn blaues Licht mäſsig stark die grün- und violettempfindenden, schwach die rotempfindenden erregt; die weiſse Empfindung endlich, wenn alle drei Faserarten gleich stark erregt werden, sei es also, daſs sie der gleichzeitigen Einwirkung in bestimmtem Verhältnis gemischter roter, grüner und violetter Strahlen unterliegen, oder daſs einfarbiges Licht von groſser Intensität, welches nicht nur die ihm speziell angepaſsten, sondern auch die übrigen sonst nur in geringem Grade von ihm beeinfluſsten Faserenden kräftig erregt, in das Auge dringt. Um zu erklären, daſs auch bei gewissen niederen Graden der Beleuchtungsintensität schlieſslich alle homogenen Farben den Eindruck von Weiſs oder Grau machen, hätte man sich vorzustellen, daſs die Erregungsintensität in den qualitativ verschiedenen Endapparaten mit dem Absinken der objektiven Reizgröſse ungleich rasch abfällt; notwendig muſs dann für jeden einzelnen abnehmenden Farbenreiz ein Zeitmoment kommen, wo derselbe alle qualitativ verschiedenen Endapparate, wenn auch schwach, so doch sämtlich gleich intensiv in Thätigkeit versetzt. Ganz dieselbe Voraussetzung wird auch kaum zu entbehren sein, wenn man die Modifikationen der Farbentöne, welche vor dem endlichen Übergang in Grau oder lichtschwaches Weiſs stattfinden, mit der YOUNGschen Hypothese in Einklang zu bringen gedenkt. Was die Änderungen betrifft, welche das Vermögen der Farbenunterscheidung in den peripheren Regionen der Netzhaut erleidet (s. o. p. 455), so werden sie im allgemeinen verständlich, wenn man sich mit A. FICK[1] vorstellt, daſs auſser der allgemeinen Reizempfänglichkeit auch die Anpassungsdifferenz der percipierenden Netzhautapparate für die verschiedenen Farbenstrahlen des Spektrums in den Randpartien der Retina geringer ist als in der *fovea centralis*. Je gröſser diese Differenz ist, mit desto gröſserer Ausschlieſslichkeit werden durch bestimmte Strahlen auch nur bestimmte nervöse Elemente in Thätigkeit versetzt, und desto genauer gelingt unsrer Psyche die bewuſste Sonderung der empfange-

[1] A. FICK, *Verhandl. d. physik. med. Ges. in Würzburg.* 1873. N. F. Bd. V. p. 158.

n Eindrücke, je kleiner, in desto gröfserem Umfange werden verhiedene mit besonders gearteten Seelenorganen zusammenhängende ndapparate durch gleiche Strahlenkategorien miterregt, und desto ringere Mannigfaltigkeit zeigen die psychischen Eindrücke. Sollte wirklich, wie einige behaupten wollen[1], Stellen an dem äufsersten ande unsrer Netzhaut geben, wo sämtliche Farbenstrahlen selbst i gröfster Intensität nur die Empfindung von farblosem Weifs rvorrufen, so würde man im Hinblick auf die Youngsche Hypoese anzunehmen haben, dafs hier alle verschiedenen Endapparate n allen Strahlenarten des Spektrums gleichmäfsig affiziert würden, re Anpassungsdifferenz also gleich null wäre.

Die Youngsche Hypothese noch weiter auszuspinnen und r Erläuterung aller Einzelerfahrungen zu verwenden, dürfte um rätlich erscheinen. Denn wenn man im allgemeinen einzuumen haben wird, dafs für eine Theorie der Farbenwahrnehmung e Voraussetzung peripherer Perceptionsapparate, welche für Lichtellen verschiedener Länge abgestimmt sind, unentbehrlich ist, so eibt es vorderhand wenigstens ganz freigestellt und daher auch llig streitig, welche Empfindungsqualität die den peripheren Endganen entsprechenden zentralen produzieren. Es ist möglich, dafs e ersteren, wie Young vermutete, den roten, grünen und violetten ichtstrahlen von gröfster, mittlerer und kleinster Wellenlänge anpafst sind, welcher Art aber die den qualitativ verschiedenen obktiven Reizen entsprechenden Grundempfindungen sind, wissen ir deshalb noch lange nicht. Speziell in bezug auf die Younghe Hypothese könnte man sogar Bedenken hegen, der violetten mpfindung den Rang einer Grundempfindung zuzugestehen. Denn serm psychischen Urteil zufolge ist Violett eine aus Blau und ot zusammengesetzte Empfindung. Sollen daher gerade nur drei rundempfindungen statuiert werden, so würde es sich vom subjekven Standpunkte aus eher rechtfertigen, Rot, Grün und Blau, nicht er Rot, Grün und Violett als solche zu bezeichnen. Kein triffer Einwand läfst sich ferner dagegen geltend machen, wenn ach und E. Hering[2] auf diesem Gebiet dem subjektiven Eindruck e ganze Herrschaft eingeräumt und nicht allein das Violett der oungschen Hypothese durch Blau ersetzt, sondern auch das Gelb s Grundempfindung anerkannt wissen wollen. Denn sicherlich scheinen uns Rot, Gelb, Grün, Blau sämtlich als gleichwertige mpfindungen, während Violett, Orange, die grünlich gelben und ünlich blauen Töne des Spektrums ebenso gewifs den Eindruck mischter Empfindungen in uns hervorrufen. Immer von demselben eichen Grundsatze geleitet zögert Hering auch nicht, dem Weifs nd Schwarz das gleiche Recht wie dem Rot, Gelb, Grün und

[1] Woinow, *Arch. f. Ophthalm.* 1875. Bd. XXI. Abth. 1. p. 223.

[2] E. Mach, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1865. p. 629. — E. Hering, *Wiener Stzber.* 3. Abth. 74. Bd. LXIX. p. 85, 179 Bd. LXX. p. 169.

Blau, den Prinzipalfarben AUBERTS, zuzusprechen; indem er den subjektiven Eindruck als einzigen Schiedsrichter anerkennt, gilt ihm nichts, was der Empfindung nach einfach ist, als zusammengesetzt, und er erachtet es für fehlerhaft, wenn man aus dem Ergebnis der physikalischen Farbenmischung den Schlufs zieht, dafs unser Seelenorgan verschiedenartige Einzelempfindungen zu einer einheitlichen Mischempfindung im Sinne der YOUNGschen Hypothese verschmelzen könne. HERING unterscheidet demnach im ganzen sechs Grundempfindungen, weifs, schwarz, rot, grün, gelb, blau. Dafs bei gleichzeitiger Auslösung mehrerer derselben häufig nur eine einzige von ihnen wirklich zum Bewufstsein gelangt, erklärt er aber im Gegensatz zu YOUNG, HELMHOLTZ, MAXWELL u. a. nicht aus einer dem Sehorgan innewohnenden Thätigkeit, gesonderte Eindrücke unter Umständen einheitlich aufzufassen, sondern daraus, dafs sich gewisse Paare von Grundempfindungen bei gleichzeitigem Bestehen gegenseitig vernichten. Diese Paare, die antagonistischen Farben HERINGS, schwarz-weifs, grün-rot, gelb-blau, sind ihrem physischen Ursprung nach jedes an die Existenz einer besonderen materiellen Substanz gebunden, der schwarz-weifsen, grün-roten gelb-blauen Sehsinnsubstanz, von welchem die erste durch alle Strahlen des Spektrums in Thätigkeit versetzt wird und dabei stets nur die Empfindung von Weifs produziert, die zweite in Aktion tritt, wenn Strahlen einerseits vom äussersten Rot des Spektrums bis zum reinen Gelb, anderseits vom grünlichen Gelb bis zum Blau und dann wieder vom Violett die Retina treffen, die dritte endlich ihrer Eigenart entsprechend reagiert, wenn die Strahlen des spektralen Rot bis zum Grün und vom ersten bläulichen Grün bis zum Ende des Spektrums die peripheren Endungen des Opticus affizieren. Das aus allen Strahlenarten gemischte Sonnenlicht erscheint nach HERINGS Anschauung weifs, weil die gleichzeitig wachgerufenen Empfindungen des Gelb und Blau, des Grün und Rot sich gegenseitig auslöschen und nur die Erregung der schwarz-weifsen Substanz, also die Empfindung von Weifs, übrig bleibt. Ähnlich entsteht das Weifs, welches wir nach der physikalischen Mischung von spektralem Blau und Gelb wahrnehmen, nicht aus einer psychischen Mischung der Empfindungen Gelb und Blau, sondern kommt dadurch zustande, dafs beide Farben aufser der gelb-blauen Sehsinnsubstanz auch die schwarz-weifse erregen, dort aber in ihren Wirkungen interferieren, hier sich gegenseitig steigern. Den Erregungsvorgang der schwarz-weifsen Sehsinnsubstanz, aus welcher die Empfindung von Weifs resultiert, denkt sich HERING als einen Zersetzungsprozefs, welcher von einem fortwährenden Restitutionsprozefs begleitet wird. Schliefst man den Lichtwellen den Zugang zum Auge ab, so wird damit auch der Zerstörung der hypothetischen Sinnessubstanz ein Ende gemacht, und es kann nun der Wiederersatz des Verbrauchten durch die Ernährung völlig un-

hindert von statten gehen. Beide Prozesse sind natürlich als
olekularbewegungen aufzufassen und werden von HERING als **dis-
milierender** und **assimilierender Prozeſs** einander gegen-
ergestellt. Während der erstere aber in der schwarz-weiſsen Seh-
nsubstanz die Empfindung Weiſs auslöst, verursacht der zweite
ejenige von Schwarz. Für die beiden andern hypothetischen Seh-
nsubstanzen läſst HERING die Frage offen, welche Farbe dem
ssimilations-, welche dem Assimilationsreiz entspricht.

Aus dem Gesagten ergibt sich ohne weiteres, weshalb man
HERINGsche Theorie der Farbenempfindungen kurzweg als
erfarben- oder Gegenfarbentheorie zu bezeichnen pflegt. Für
lche der einander gegenüberstehenden Theorien haben wir uns
er zu entscheiden? Die Beantwortung dieser Frage dürfte bei
m gegenwärtigen Schwanken der Ansichten[1] besser vertagt werden,
mal die eine der in Betracht kommenden Theorien, die HERING-
he, von ihrem Urheber in wesentlichen Punkten unentwickelt ge-
ssen ist, und der Anschluſs an diese oder jene Partei darum nicht
tlich erscheint, weil der Boden, auf welchem sich der ganze Streit
wegt, noch all zu sehr im Bereich der Hypothese liegt. Es fehlt
r allem eine jede klare Bestimmung des Orts, an welchem sich
ERING die hypothetische Sehsinnsubstanz abgelagert denkt, ob
tztere in den peripheren oder in den zentralen Endorganen des
pticus zu suchen ist, und wie sich HERING das Verhältnis der-
lben zum Leitungsstrange des Sehnerven vorstellt, und selbst rein
pothetisch genommen scheint die Aufstellung einer ganz neuen
eizform, des Assimilationsreizes, für welchen die allgemeine Nerven-
ysiologie keinerlei thatsächliche Grundlage bietet, mit Bedenken
rknüpft.

Wir gehen zu den Empfindungen und Gesichtserscheinungen
er, welche durch Einwirkung anderweitiger (nicht adäquater)
eize auf die Sehnervenfasern im Verlauf oder an ihren Netzhaut-
den entstehen. Der Sehnerv beantwortet vermöge seiner zentralen
ndapparate nicht allein die Einwirkung der Lichtwellen, die ihn
ittelbar nur unter Mitwirkung der peripherischen Endapparate er-
gen, sondern auch alle oben als allgemeine unmittelbare Nerven-
ize aufgeführten Einwirkungen, mögen sie ihn an seinen Retinaenden
er im Verlauf seiner Fasern treffen, mit Lichtempfindung und
war bald mit der Qualität, die wir weiſs nennen, bald mit irgend
ner farbigen Empfindung, ohne daſs wir den Grund dieser Diffe-
nzen des Effekts anzugeben imstande sind.

Mechanische Reizung, Druck, Zerrung oder Durchschneidung
s Opticusstammes, Druck, welcher auf die Fasern desselben inner-

[1] Von hierher gehörigen Schriften kritischen Inhalts führen wir an: DONDERS *Arch. f.
thalm.* 1881. Bd. XXVII. Abth. 1. p. 155. — HERING, Kritik einer Abhandl. von DONDERS:
r *Farbensysteme*. Sonderabdruck aus d. naturwiss. Jahrb. *Lotos*, 1882. Bd. II. — V. KRIES,
h. *f. Physiol.* 1882, Supplemtbd. — PREYER, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 31.

halb der Netzhaut entweder durch äufsere Kompression des Augapfels oder durch innere Ursachen, z. B. Überfüllung der Blutgefäfse der Netzhaut oder Chorioidea, hervorgebracht wird, führt in der Regel zu weifsen, seltener zu farbigen Lichterscheinungen. Intensität, Dauer, Form der durch mechanische Reize hervorgerufenen Lichterscheinungen im Sehfelde sind nach der Beschaffenheit der Erregungsursache verschieden. Die Durchschneidung aller Sehnervenfasern im Stamm soll eine äufserst intensive über das ganze Sehfeld verbreitete blitzartige Empfindung bedingen, ähnlich dem bekannten Lichtblitz, welchen ein heftiger Schlag gegen das Auge erzeugt, wobei ebenfalls die mechanische Erschütterung alle oder doch einen grofsen Teil der Opticusfasern erreicht, oder der blitzähnlichen Aufhellung des Sehfeldes bei plötzlichem Ein- und Auswärtsdrehen des Bulbus[1], wobei leichte Zerrungen des Opticusstammes wohl unvermeidlich sind. Eine beschränkte und dauernde Lichterscheinung entsteht, wenn wir mit dem Finger seitlich auf den Augapfel drücken; wir nehmen eine kreisförmige leuchtende Figur in dem dunklen Sehfeld wahr, welche scheinbar auf der dem drückenden Finger gerade gegenüberbefindlichen Seite des Auges liegt, und sich, wenn wir den Finger verschieben, in entgegengesetzter Richtung zu bewegen scheint. Die Erscheinung geht aus von der Stelle der Retina, auf welche der Druck des Fingers wirkt; worauf die Beurteilung der Lage und Bewegungsrichtung beruht, werden wir unten erörtern, wo wir von der Objektivierung der Empfindungen und der Projektion der Eindrücke in das von der Vorstellung objektivierte Sehfeld zu handeln haben. Ist das Auge geöffnet, während wir einen solchen partiellen Druck auf seitliche Teile desselben wirken lassen, so deckt sich die matte Lichtfigur mit denjenigen seitlich im Sehfeld gelegenen Aufsendingen, welche auf der gedrückten Netzhautpartie sich abbilden; es erscheinen dieselben dann in der Regel mehr oder weniger verzerrt, infolge der durch die Kompression bedingten Einbiegung der Netzhaut, und im Zentrum der Lichtfigur verdunkelt. Die Ursache davon, dafs die Druckfigur selbst im Zentrum dunkel erscheint und ebenso die damit sich deckenden Teile der Aufsendinge, liegt jedenfalls darin, dafs die am stärksten gedrückten zentralen Teile der komprimierten Netzhautpartie durch den zu starken Druck gelähmt oder leitungsunfähig werden. Übt man auf den ganzen Augapfel von vorn her einen mäfsigen Druck anhaltend aus, so erscheint bei den meisten Personen eine zuerst von PURKINJE[2] genau studierte, eigentümlich gemusterte Lichtfigur von sehr wandelbarer Formation; bei einigen kehrt dieselbe Figur in derselben regelmäfsigen Bildung wieder, bei andern zeigt sich ein sehr wechselndes Chaos von hellen wirren Lichtstrahlen und Lichtpunkten in einer Art strömender Be-

[1] PURKINJE, *Beob. u. Vers.* etc. — FUCHS, *Arch. f. Ophthalm.* 1881. Bd. XXVII. Abth. 3. p. 33. — L. LANDOIS, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 686.

[2] PURKINJE, *Beob. u. Vers. z. Physiol. d. Sinne.* 2. Aufl. Prag 1823. Bd. I. p. 136.

regung, und bei etwas stärkerem Druck zahlreiche wie elektrische Funken aufblitzende violette Lichtpunkte. VIERORDT und LAIBLIN[1] geben an, daſs die bei ihnen auftretenden strömenden Figuren der Verästelung der Chorioidealgefäſse entsprechen, und leiten die Erscheinung von einer Kompression der Perceptionselemente der Netzhaut durch das in den überfüllten Aderhautgefäſsen strömende Blut ab. Andre Beobachter indessen (HELMHOLTZ, FUNKE) haben ähnliche Erscheinungen in ihren Augen nicht zustande bringen können. Dagegen wird nicht zu bezweifeln sein, daſs das Blut überfüllter Netzhautgefäſse eine mechanische Reizung und davon abhängige Lichtphänomene erzeugen kann. Die häufig bei kranken Augen zu beobachtende Erscheinung des Funkensehens, die Wahrnehmung rasch durcheinander sich bewegender Lichtpunkte wird von dem Druck hergeleitet, welchen bei überfüllten Gefäſsen und gesteigerter Empfindlichkeit der Retina die in den Kapillaren sich bewegenden Blutkörperchen auf die Perceptionselemente ausüben. Über die mechanische Reizwirkung, welche die Akkommodationsanstrengung des *tensor chorioideae* begleiten kann und in dem von PURKINJE[2] entdeckten Akkommodationsphosphen ihren optischen Ausdruck findet, haben wir bereits früher (p. 398) gesprochen.

Der Erfolg der elektrischen Reizung des Sehnerven ist vielfach Gegenstand eingehender Forschungen gewesen.[3] Wir haben bereits bei der Lehre von der elektrischen Reizung der Nerven überhaupt erwähnt (Bd. I. p. 596), daſs der Sehnerv, wie die übrigen sensiblen Nerven, nicht nur durch die plötzlichen Dichtigkeitsschwankungen des elektrischen Stromes, sondern auch während er von einem konstanten Strom durchflossen wird, in Erregung gerät, daſs also nicht nur Schlieſsung und Öffnung des Stromes durch momentane Lichtempfindungen beantwortet werden, sondern eine wenn auch schwächere Lichtempfindung auch während der Dauer des (nicht zu schwachen) Stromes anhält. Wir haben ferner bereits erwähnt (Bd. I. p. 597), daſs auch beim Sehnerven die Richtung, in welcher er vom Strome durchlaufen wird (auf- oder absteigend), auf die Qualität des Erregungseffekts von Einfluſs ist. Eine momentane blitzartige, das ganze Sehfeld überziehende Erscheinung begleitet Schlieſsung und Öffnung, überhaupt plötzliche Schwankungen des Stromes (oder Entladungen Leydener Flaschen), eine farbige Figur erscheint, während ein anhaltender Strom den Nerven durchflieſst, die Farbe derselben wechselt mit der Richtung des Stromes. Die Angaben der verschiedenen Experimentatoren über die Form und Färbung

---

[1] LAIBLIN, *Die Wahrnehmung d. Chorioidealgef. d. eigenen Auges.* Dissert. inaugur. Tübingen 1856.

[2] PURKINJE, *Beitr. z. Kenntn. d. Sehens in subj. Hinsicht.* Prag 1819. p. 125.

[3] Ältere Litteratur s. bei E. DU BOIS-REYMOND, *Unters. üb. thier. Electricität.* Bd. I. p. 284 u. 345. — Vgl. ferner HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 202. — BRUNNER, *Ein Beitr. z. elektr. Reiz. d. n. opticus.* Leipzig 1863. — BRENNER, *Unters. u. Beob. auf d. Gebiete d. Elektrotherapie.* Leipzig 1868. p. 69. — M. ROSENTHAL, *Allg. Wien. med. Ztg.* 1872. No. 27, 28.

der Erscheinung, die Art, wie besondere Netzhautstellen in ihr sich ausprägen, ihre Änderung mit der Richtung, Stärke und Dauer des Stromes, und die Veränderung objektiver Gesichtserscheinungen während der elektrischen Reizung lauten nicht völlig übereinstimmend. Zur Erzeugung der Schliefsungs- und Öffnungserscheinungen genügen schon aufserordentlich schwache Ströme, bei reizbaren Augen treten sie schon auf, wenn man das geschlossene, also verdunkelte Auge mit der befeuchteten Platte eines positiven Metalls, die Zunge aber mit einem negativen Metall berührt oder umgekehrt, und beide Metalle durch einen Leiter verbindet; evidenter und brillanter werden sie, wenn man die Ströme kleiner galvanischer Säulen verwendet. Der Schliefsungsblitz ist lebhafter, wenn der Sehnerv in der Richtung von der Netzhaut zum Hirn, aufsteigend, durchflossen wird, der Öffnungsblitz bei absteigender Stromrichtung. Eine verschiedene Färbung dieser Blitze bei verschiedener Stromrichtung konnte FUNKE nicht wahrnehmen; nach BRUNNER ist der Blitz des aufsteigenden Stromes blaugrünlich, der des absteigenden gelbrot gefärbt. Zur Erzeugung der dauernden Erscheinung während der konstanten Polarisation des Sehnerven gehören etwas stärkere Ströme. Sind dieselben *aufsteigend* gerichtet, so hat die Lichterscheinung eine helle violette oder bläuliche Färbung, konstant erscheint bei geschlossenem Auge diejenige Stelle des Sehfeldes, welche der Eintrittsstelle des Sehnerven entspricht, dunkel. Nach PURKINJE ist die Erhellung des übrigen Sehfeldes keine gleichförmige, sondern in der Gegend des direkten Sehens, also dem gelben Fleck der Netzhaut entsprechend, zeigt sich eine hellviolette rautenförmige Scheibe, um dieselbe herum, durch ein dunkles Intervall getrennt, ein violettes Rautenband, und am Rande des Sehfeldes ein blasser gelblicher Lichtschimmer. Andre Beobachter haben eine so regelmäfsige Zeichnung nicht wahrnehmen können. Nach der Öffnung des aufsteigenden Stromes (und dem Öffnungsblitz) erscheint das Sehfeld verdunkelt, nur von einem schwachen rötlich gelben Schimmer überzogen, der sich allmählich verliert. Wird der Opticus *absteigend* durchströmt, so ist die Färbung des Sehfeldes viel weniger intensiv, ja nach HELMHOLTZ soll dasselbe sogar dunkler werden als vor der Schliefsung des Stromes. Die Färbung ist eine rötlich gelbe, nur der dem Opticuseintritt entsprechende Teil des Sehfeldes, welcher beim aufsteigenden Strom dunkel bleibt, erscheint beim absteigenden in heller violetter oder blauer Farbe. PURKINJE sah auch hier den gelben Fleck gesondert hervortreten und zwar als rautenförmiges dunkles Feld mit intensiv gelbem Saum, in einiger Entfernung davon einen zweiten ebenfalls rautenförmigen gelben Lichtstreifen, und am Rande des Sehfeldes einen schwachen hellvioletten Schein. Nach der Öffnung des Stromes lassen RITTER und

Sehfeld wieder heller werden, mit Ausnahme

Sehnerveneintritts, und bläulichweifs beleuchtet

scheinen. RITTER gibt an, daſs bei Anwendung sehr starker röme die Färbung des Phänomens sich umkehre, die violette rbung bei aufsteigender Richtung in grün und rot übergehe, gelbliche bei absteigender Richtung in blau. Andre Beobachter ben diese Umkehr nicht bestätigt; doch ist ein Vergleich der anwendeten Stromstärken nicht möglich, wahrscheinlich auch nicht Reaktion jeder Netzhaut gegen einen bestimmten Grad der romstärke dieselbe; endlich sind überhaupt die Versuche mit rken Strömen wegen der lästigen durch die mitbetroffenen Haut- d Muskelnerven hervorgerufenen Schmerzen und Muskelzuckungen r miſslich. Erzeugt man die Lichtfigur bei geöffnetem Auge und llem äuſseren Sehfeld, so sollen nach RITTER bei aufsteigendem rome die äuſseren Gesichtsobjekte undeutlicher und verkleinert, bei steigendem Strome deutlicher und gröſser als unter gewöhnlichen rhältnissen erscheinen. Die Verkleinerung der Objekte bei aufigender Stromrichtung haben weder HELMHOLTZ noch BRUNNER stätigen können; wo sie eintritt, rührt sie nach HELMHOLTZ wahrheinlich von einer durch den elektrischen Strom bewirkten izung des Akkommodationsapparats und der dadurch bedingten beachteten Einstellung des Auges für die Nähe her. Was die rigen Angaben RITTERS anbetrifft, so findet HELMHOLTZ in Übernstimmung mit ihm, daſs der absteigende Strom die Deutlichkeit r Wahrnehmung von Gesichtsobjekten erhöht, der aufsteigende rringert, AUBERT[1] indessen das gerade Gegenteil, und SCHLIEPHAKE[2] dlich, daſs beide Stromrichtungen je nach den äuſseren Beleuchngsverhältnissen des Gegenstandes und seiner Umgebung sowohl e eine als auch die andre Wirkung auszuüben vermögen. War e Farbe des Hintergrundes, auf welchem feine dunkle Gitter beachtet wurden, der von dem elektrischen Strome im subjektiven esichtsfelde hervorgerufenen komplementär, so traten die dunklen bjekte auf dem weiſser erscheinenden Grunde deutlicher hervor; urde dann aber durch die entgegengesetzte Applikation der Elektroden ie Färbung des Grundes gesättigter gemacht, so verloren auch die uf dunkler Unterlage betrachteten dunklen Fäden an Deutlichkeit. s würde demnach die ganze Erscheinung ihre befriedigende Erlärung darin finden, daſs die Farbenempfindungen, mit welchen nser Sehorgan die Zuleitung eines elektrischen Stromes beantwortet, ich jederzeit mit den von der hellen Umgebung des dunklen Gegenandes ausgelösten kombinieren und, jenachdem die resultierende mpfindung den Kontrast zwischen Objekt und Umgebung steigert der verringert, die Wahrnehmbarkeit des Objekts erhöhen oder erabsetzen. Den Ursprung der elektrischen Lichtempfindungen ucht HELMHOLTZ in elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen des

[1] AUBERT. *Physiol. d. Netzhaut.* p. 346.
[2] SCHLIEPHAKE, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 565.

Opticus. Bei aufsteigendem Strom soll der vom Hirnende des Sehnerven eintretende Katelektrotonus die daselbst angebrachten Empfindungsapparate empfindlicher für die Reizung der inneren Bewegungsursachen machen, welche nach HELMHOLTZ die subjektive Erhellung des Sehfeldes bei geschlossenem Auge bedingen, bei absteigendem Strom soll der die gleichen Stellen einnehmende Anelektrotonus die Verdunkelung herbeiführen. In analoger Weise sollen die Umkehrungen der Helligkeitsverhältnisse auf die von PFLUEGER festgestellten Modifikationen der Erregbarkeit zu beziehen sein. Gibt man die Entstehung des sogenannten Eigenlichts in der Netzhaut, auf welches wir zurückkommen, durch Reizung der zentralen Opticusenden zu, so gewinnt diese HELMHOLTZsche Erklärung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Über die Ursachen der Farbenveränderung mit der Stromrichtung, des entgegengesetzten Verhaltens der Sehnerveneintrittsstelle, insbesondere über das Leuchten derselben bei absteigendem Strom, läfst sich vorläufig nicht einmal eine plausible Hypothese aufstellen.

Die Empfindungsreaktionen bei thermisch oder chemisch gereizten Sehnerven sind niemals Gegenstand direkter Beobachtung gewesen.

Dafs sich die von objektivem Licht erzeugten Farbenempfindungen unter dem Einflufs konstanter Ströme, welche auf- oder absteigend durch das Auge geleitet werden, in dem von SCHLIEPHAKE vorausgesetzten Sinne verändern können, hat SCHELSKE[1] und sodann auch SCHLIEPHAKE selbst durch genaue Beobachtungen konstatiert. Die Versuchsergebnisse beider stimmen nahezu überein. Von den prismatischen Farben wird das äufserste Rot z. B. nach SCHELSKE durch den aufsteigenden Strom in blaurot bis purpur, nach SCHLIEPHAKE in schmutzig purpur, durch den absteigenden nach SHELSKE in gelbrot verwandelt, das Orange durch den aufsteigenden Strom in rot oder in hellen Purpur u. s. w.

§ 122.

Farbenblindheit.[2] Von grofser Wichtigkeit für die Theorie der Farbenwahrnehmung sind die Untersuchungen solcher Augen, deren Farbensinn defekt ist, und welche daher eine geringere Zahl von Farbenempfindungen vermitteln als die normal beanlagten Augen. Im allgemeinen bezeichnet man diesen abnormen Zustand als Farbenblindheit, im speziellen je nach der Qualität der fehlenden Empfindung als Rot-, Grün- oder Violettblindheit. Die bei

[1] SCHELSKE, *Arch. f. Ophthalm.* 1863. Bd. IX. Abth. 3. p. 49.

[2] Aus der sehr umfangreichen Litteratur über Farbenblindheit heben wir nur die wichtigsten Arbeiten heraus. Vgl. SEEBECK, POGGENDORFFs *Annalen d. Physik.* 1837. Bd. XLII. p. 177. — MAXWELL, *On the theory of colours in relat. to col. blindness,* in WILSONs *Research. on col. blindn.* Edinburgh 1855. — OPPEL, *Verhandl. d. physik. Vers. zu Frankfurt a. M.* 1859—60. p. 70. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 294 u. 845. — SCHELSKE, *Arch. f. Ophthalm.* 1863. Bd. IX. Abth. 3. p. 39. — EDM. ROSE, *Arch. f. path. Anat.* 1859. Bd. XVI. p. 233, 1860. Bd. XVIII. p. 15, Bd. XIX. p. 522, 1861. Bd. XX. p. 245. — W. PREYER, PFLUEGERs *Arch.* 1868. Bd. I. p. 299. — HOCHECKER, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 3. p. 1. — RAEHLMANN, ebenda. p. 88. — HOLMGREN, *Die Farbenblindheit in ihren Beziehungen zu den Eisenbahnen und der Marine.* Deutsche autoris. Übersetz. Leipzig 1878.

eitem am häufigsten vorkommende und deshalb auch am genauesten
ntersuchte Art der Farbenblindheit ist die Rotblindheit. Läſst
ian damit behaftete Personen ein Spektrum betrachten, so ergibt
ch erstens, daſs ihnen dasselbe am roten Ende verkürzt er-
heint d. h. daſs ihre Netzhaut durch die längsten Wellen gar
icht oder nur bei beträchtlicher Intensität erregt wird, zweitens,
afs sie im ganzen Spektrum nur zwei verschiedene Farbenqualitäten
verschiedenen Nüancen unterscheiden, zu deren einer sie das
anze Gebiet vom roten Ende bis zum Grün, zur andren das blaue
nd violette Ende des Spektrums rechnen; sie bezeichnen die erste
ualität meistens als gelb, die zweite als blau, die grünblauen
wischentöne erscheinen ihnen in der Regel grau; rote, braune,
rüne Objekte erscheinen ihnen identisch gefärbt, ebenso blaue und
safarbene. Daſs jedoch trotz der Mangelhaftigkeit des Unter-
heidungsvermögens für Farben die Namen, welche Farbenblinde
ren Empfindungsqualitäten geben, den gleichbenannten, von farben-
ichtigen Augen vermittelten Empfindungsqualitäten mindestens
ntsprechen können, beweisen am besten die Fälle einseitiger
arbenblindheit[1], in welchen das gesunde Auge das defekte kontrol-
iert und die Übereinstimmung der beiderseits ausgelösten und gleich-
enannten Farbenempfindungen direkt sichergestellt werden kann.
er erste, welcher die Erscheinungen der Farbenblindheit mit der
OUNGschen Hypothese in Beziehung zu bringen versuchte, war
AXWELL. Man wuſste, daſs sich dem normalen Auge mit Hilfe
es Farbenkreisels jeder beliebige Farbenton durch Kombination
vechselnder Anteile von Rot, Gelb, Grün, Blau, Schwarz und
Weiſs reproduzieren läſst. MAXWELL und später HELMHOLTZ wiesen
unmehr aber nach, daſs zur Herstellung aller dem rotblinden Auge
interscheidbaren Farben die rotierende Scheibe des Kreisels auſser
mit schwarzen und weiſsen nur noch mit gelben und blauen Sek-
toren von verschiedener Gröſse versehen zu sein braucht. Ein
ähnliches Resultat erhielt MAXWELL, als er statt der Pigmentflächen
des Kreisels reine Spektralfarben in Gebrauch zog; auch hier konnten
sämtliche dem farbenblinden Auge sichtbare Farben künstlich durch
Mischung von nur zwei Farben erzeugt werden, nur waren hier
nicht Gelb und Blau, sondern Grün und Blau die beiden unent-
behrlichen Komponenten.[2] Im Sinne der YOUNGschen Theorie von drei
subjektiven Grundfarben und drei entsprechenden Arten von Percep-
tionselementen erklärt sich die Rotblindheit aus dem Mangel einer
jener drei Grundempfindungen und zwar der roten, und dieser Mangel
wiederum aus einem Fehlen oder aus einem Lähmungszustande des die
rote Empfindung erzeugenden Perceptionsapparats. Hiernach können

[1] Vgl. O. BECKER, *Arch. f. Ophthalm.* 1879. Bd. XXV. Abth. 2. p. 205. — HOLMGREN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1880. p. 898, 913. — V. HIPPEL, *Arch. f. Ophthalm.* 1880. Bd. XXVI. Abth. 2. p. 176. — PREYER, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 31 (43).

[2] Eine übersichtliche Zusammenstellung der zahlreichen Untersuchungsmethoden auf Farbenblindheit gibt GEISSLER, SCHMIDTs *Jahrbücher*. 1881. Bd. CXCI. p. 73.

die roten Lichtwellen des Spektrums nur vermöge der schwachen erregenden Einwirkung, welche sie bei genügender Lichtstärke auf die den grünen Lichtstrahlen angepaſsten Perceptionsapparate ausüben, Empfindung erzeugen. Es wird folglich der Rotblinde das intensivste Rot des Spektrums mit lichtschwachem Grün verwechseln. Spektrales Gelb, von welchem die nämlichen Endapparate und zwar bei weitem stärker als von dem spektralen Rot in Thätigkeit versetzt werden, wird von ihm ähnlich empfunden werden wie lichtstarkes gesättigtes Grün, spektrales Grün wegen seiner gleichzeitigen Einwirkung auf die von den violetten Strahlen vorzugsweise beeinfluſsten Nervenenden wie weiſsliches Grün. Am weiſsesten (hellgrau) wird dem Rotblinden die Übergangsstelle zwischen Grün und Blau im Spektrum erscheinen, weil die von dort ausgehenden Wellen beide Faserarten ziemlich gleichstark ansprechen. Die übrigen Teile des Spektrums erregen mehr weniger überwiegend den die violette Empfindung auslösenden Leitungsapparat, werden aber alle gleichmäſsig für blau gehalten. Es geht daraus wohl mit Sicherheit hervor, daſs das Violett eine Doppelempfindung ist, deren eine Komponente, das Rot, im rotblinden Auge eben in Wegfall gekommen ist (s. o. p. 469). Woher den Rotblinden die unleugbar vorhandene Gelbempfindung kommt, obgleich dieselbe nach der YOUNGschen Hypothese aus der gleichzeitigen Erregung der rot- und grünempfindenden Fasern resultiert, läſst sich unter der Annahme[1] begreifen, daſs die rotempfindenden Fasern nicht gerade fehlen oder ganz unerregbar sind, sondern nur der Empfänglichkeit für die Wellen des roten Lichts, nicht aber für diejenigen des gelben, entbehren. Über die relative Rotblindheit bestimmter peripherer Zonen jeder normalen Netzhaut und über die vorübergehende Rotblindheit, welche man durch anhaltende Beleuchtung der Retina mit homogenem roten Licht erzeugen kann, ist bereits früher gesprochen worden (s. o. p. 456 u. 458). Hier fügen wir dem Gesagten nur noch hinzu, daſs auch pathologische Prozesse in den peripheren und zentralen Regionen des Sehorgans Farbenblindheit in allen möglichen Formen und Graden herbeiführen können.

Man hat sich vielfach bemüht aus den an Farbenblinden gewonnenen Erfahrungen Entscheidungsgründe für die eine oder die andre der beiden früher besprochenen Theorien der Farbenwahrnehmung zu gewinnen. Die Form, welche die schwebende Frage auf diesem der Physiologie und Pathologie gemeinsamen Gebiete angenommen hat, findet ihren sehr prägnanten Ausdruck in den Bezeichnungen, welche für die verschiedenen Arten der Farbenblindheit von den beiden streitenden Parteien empfohlen worden sind. Während diejenigen, welche sich der YOUNG-HELMHOLTZschen Theorie anschlieſsen, drei Arten partieller Farbenblindheit unterscheiden, Rot-, Grün- und Violettblindheit, kennt HERING und seine Anhänger neben der totalen Farbenblindheit, bei welcher nur Helligkeitsdifferenzen und sonst gar keine Farben aufgefaſst werden, nur zwei Arten partieller Farbenblindheit, die Rotgrün- und die Gelbblau-

[1] LEBER, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 3. p. 28.

blindheit, entsprechend seiner Annahme einer grünroten und einer gelbblauen Sehsinnsubstanz. Die abwartende Stellung, welche wir in dem noch immer unentschiedenen Streite zur Zeit einnehmen, ist in einem früheren Paragraphen näher begründet worden. Dieselbe anläſslich der bisherigen Ermittelungen über die Empfindungsanomalien Farbenblinder aufzugeben, liegt um so weniger Grund vor, als die groſse Mannigfaltigkeit individueller Abweichungen, welche das in groſsem Umfange gebotene Untersuchungsmaterial so erheblich komplizieren, zunächst allem strengen Systematisieren trotzbietet. Ohne dem endlichen Ergebnisse der Diskussion irgendwie vorgreifen zu wollen, scheint uns jedoch, daſs das Prinzip der YOUNG-HELMHOLTZschen Theorie sich immer noch aufrecht erhalten läſst, sofern man nur davon Abstand nehmen wollte, die relative Erregungsgröſse der einzelnen qualitativ verschiedenen peripheren Endapparate durch die verschiedenen Strahlenarten des Spektrums unter allen Verhältnissen und bei allen Individuen für absolut unveränderlich anzusehen, und ferner berücksichtigt, daſs eine Anomalie des Farbensehens nicht gerade allein durch den Mangel oder die totale Lähmung von Perceptionsorganen, sondern auch durch eine Verstimmung der letzteren bedingt sein kann, der Art, daſs bei Rotblinden z. B. die den roten Lichtstrahlen sonst angepaſsten Endapparate statt durch rotes Licht durch gelbes oder noch stärker brechbares erregt würden.[1]

Grünblindheit kommt viel seltener rein zur Beobachtung als die eben besprochene Art der Farbenblindheit. Nach den Mitteilungen von PREYER, welcher sich in der günstigen Lage befand, zwei exquisite Fälle davon zu untersuchen, sieht der Grünblinde das Spektrum an beiden Enden unverkürzt und unterscheidet darin nur zwei Farben, rot und blau, das reine Grün erscheint ihm grau mit einem schwachen Anflug von blau und rot. Von einem genaueren Eingehen auf die Frage, ob die Grünblindheit im Sinne der YOUNGschen Hypothese auf Defekt oder auf veränderter Reaktionsweise besonderer Empfindungselemente beruhe, glauben wir wegen des groſsen Spielraums, der hier der reinen Spekulation eingeräumt werden müſste, absehen zu dürfen.

Von groſsem Interesse ist die vorübergehende Farbenblindheit, welche als Intoxikationserscheinung nach Einführung der Santonsäure und ihrer Verbindungen in das Blut auftritt. Nachdem bereits längst beobachtet war, daſs nach dem Genuſs der Wurmblütenpräparate, deren wesentlicher Bestandteil die genannte Säure ist, „Gelbsehen“ eintritt, d. h. alle hellen, insbesondere weiſsen Objekte mehr weniger intensiv gelblich gefärbt erscheinen, hat EDM. ROSE[2] die Wirkungen der Santonsäure einer auſserordentlich gründlichen Untersuchung unterworfen, deren Hauptergebnisse folgende sind. Die Ursache des Gelbsehens ist eine konstant infolge der Narkose durch Santonsäure eintretende Violettblindheit des Auges. Die Netzhaut wird in steigendem Grade unempfindlich für die brechbarsten Lichtwellen des leuchtenden Spektrums in der Art, daſs zunächst die violetten Strahlen, bei hohem Grade der Narkose

---

[1] Vgl. HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 848. — A. FICK, *Verhandl. d. med.-physik. Ges. in Würzburg.* 1873. N. F. Bd. V. p. 158. — TH. LEBER, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 1873. p. 467.

[2] E. ROSE, *Arch. f. pathol. Anat.* 1867. Bd. XXVIII. p. 30. —Vgl. ferner HÜFNER, *Arch. f. Ophthalm.* 1867. Bd. XIII. p. 309.

auch die blauen nicht mehr den in ihrer Benennung ausgedrückten gesättigten Farbeneindruck machen, sondern mehr weifslich erscheinen, später aber ganz unsichtbar werden, das Spektrum demnach an seinem brechbarsten Ende verkürzt erscheint. Dafs unter solchen Verhältnissen ein weifses Objekt gelb erscheint, d. h. dafs bei abgestumpfter Reaktion der Netzhaut auf die in weifsem Licht enthaltenen violetten und blauen Strahlen der Eindruck der gelben vorherrschend wird, ist selbstverständlich. Fraglich ist jedoch, ob die Unempfindlichkeit des santonisierten Auges gegen violettes Licht ein rein nervöses Symptom ist oder auf einer Absorption beruht, welche die violetten Lichtstrahlen nach M. SCHULTZE durch das bei Santoningenufs stärker gelb tingierte Blutplasma der Retinakapillaren erfahren. Nach HELMHOLTZ wäre die letztere Anschauung allerdings schon deshalb aufzugeben, weil die normale Weifse der *papilla n. optici* im ophthalmoskopischen Bilde während der Santonnarkose unverändert bleibt.[1] In einigen Fällen beobachtete ROSE auch eine vorübergehende Rotblindheit, d. h. Unempfindlichkeit der Netzhaut für die am wenigsten brechbaren Strahlen des Spektrums, so dafs dieses auch an seinem roten Ende verkürzt erschien. Schwieriger zu deuten ist, woher bei geschlossenem Auge oder bei der Betrachtung dunkler Gegenstände, im ersten Fall das gesamte Sehfeld, im zweiten die Gegenstände violett gefärbt erscheinen. Es wäre indessen denkbar, dafs der Santonsäure eine verschiedenartige Wirkung auf gewisse zentrale und periphere Endapparate zukäme, dafs sie diese für die violetten Strahlen unempfindlich machte, während sie jene in einen erregten Zustand versetzte und somit als zentrales Reizmittel der violettempfindenden psychischen Organe die spezifische Energie derselben direkt auslöste. Beweisen läfst sich freilich die oben entwickelte Anschauung nicht, vielleicht kann aber die weitere von ROSE festgestellte Thatsache, dafs ziemlich regelmäfsig im Anfang der Narkose ein Violettsehen eintritt, welches dem Gelbsehen vorausgeht oder sich damit kombiniert, zu ihrer Unterstützung dienen. Dieses Violettsehen tritt nicht wie das früher erwähnte bei geschlossenen Augen, also nicht infolge eines inneren Erregungszustandes ein, sondern zeigt sich besonders bei Einwirkung objektiven weifsen Lichts von geringer Helligkeit. Es liegt also ziemlich nahe zu vermuten, dafs dem lähmenden Einflufs des Santonins auf die peripheren Endapparate der violettempfindenden Zentren ein erregender vorausgeht, der späterhin ausschliefslich auf die Zentren selbst beschränkt bleibt, näher jedenfalls als mit ROSE auf eine veränderte Reaktion des Sehorgans zu schliefsen der Art, dafs die längeren Lichtwellen, welche unter normalen Verhältnissen rote, gelbe oder grüne Farbenempfindung erzeugen, im Santonrausche

[1] Vgl. M. SCHULTZE, *Üb. d. gelben Fleck der Retina, seinen Einflufs auf normales Sehen u. auf Farbenempfindung.* Bonn 1868. — PREYER, PFLUEGERS *Arch.* 1868. Bd. I. p. 299. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 848.

eine violette vermitteln. Eine speziellere Interpretation dieser Erscheinungen im Sinne der YOUNGschen Hypothese dürfte bei den Zweifeln, welche über die Natur der Santonwirkung an und für sich bestehen, kaum rätlich sein. Wir verzichten demnach darauf und fügen dem Gesagten nur hinzu, daſs nach den Untersuchungen SCHLIEPHAKES[1] die violette Aufhellung des dunklen Gesichtsfeldes durch den konstanten aufsteigenden Strom während des Santonrausches eine bedeutende Steigerung erfährt, die den absteigenden Strom begleitende Gesichtserscheinung dagegen je nach dem Grade der Narkose entweder geschwächt oder sogar gänzlich aufgehoben wird.

§ 123.

Kontrastfarben, Farbeninduktion.[2] Während die dioptrische Gestaltung unsers Auges offenbar darauf hinzielt ein möglichst scharf begrenztes Bild der erblickten Gegenstände auf unsrer Retina zu entwerfen und somit auch die genaue Trennung zweier gleichzeitig bestehenden Bilder begünstigt, ergibt sich aus der Färbung, welche in Wirklichkeit farblose, d. h. weiſse oder schwarze, Objekte annehmen, wenn sie gleichzeitig mit andern Objekten von bestimmtem Farbencharakter betrachtet werden, daſs die von beschränkten Netzhautpartien ausgelösten Empfindungen die Qualität der gleichzeitig von den übrigen benachbarten wachgerufenen in höchst auffälliger Weise zu beeinflussen vermögen. So können farblose Objekte die Komplementärfarbe von gleichzeitig gesehenen farbigen zu erhalten scheinen, diese Fälle pflegt man als Kontrastwirkung, und die nur subjektiv vorhandene Farbe des weiſsen oder schwarzen Objekts als Kontrastfarbe zu bezeichnen; anderseits können sich aber auch weiſse oder schwarze Objekte mit der gleichen Farbe wie ihr farbiges Nachbarobjekt zu überziehen scheinen, diese Fälle werden seit BRUECKE mit dem Namen der Farbeninduktion belegt und die objektive den ganzen Vorgang bedingende Farbe als induzierende der subjektiven induzierten gegenübergestellt.

Die Zahl der hierher gehörigen Thatsachen und Versuchsformen ist überaus groſs. Wir werden uns deshalb darauf beschränken müssen eine Auswahl solcher zu treffen, welche die Bedingungen der Kontrast- und Induktionserscheinungen am deutlichsten hervortreten lassen und die relativ sichersten Grundlagen zur Erklärung der letzteren liefern.

---

[1] SCHLIEPHAKE, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 565.

[2] Vgl. FECHNER, POGGENDORFFS *Annalen.* 1838. Bd. XLIV. p. 221, u. 1840. Bd. L. p. 193 u. 427; *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig.* 1860. p. 71. — BRUECKE, POGGENDORFFS *Annalen.* 1851. Bd. LXXXIV. p. 418. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 388. — ROLLETT. *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1867. Bd. XV. p. 344 u. 741. — SCHMERLER, WUNDTS *Philosoph. Stud.* Leipzig 1883. p. 379.

Eine der auffallendsten hierher gehörigen Erscheinungen ist die der farbigen Schatten. Die beste Methode, das Phänomen zu erzeugen, ist folgende von FECHNER angegebene. Man bringt im Fensterladen eines finstern Zimmers zwei quadratische Öffnungen horizontal nebeneinander in zwei Fuſs Entfernung an, durch eine der Öffnungen läſst man das Tageslicht frei einfallen (tageshelle Öffnung), während in die andre ein farbiges Glas eingesetzt ist (farbige Öffnung); beide können durch bewegliche Schieber beliebig verkleinert werden, um die eindringende Lichtmenge zu regulieren. Stellt man nun in einiger Entfernung von der Öffnung einen undurchsichtigen Stab senkrecht auf einer weiſsen Fläche auf, so wirft derselbe notwendig zwei von seinem Fuſspunkt divergierende Schatten auf die Fläche, einen von der tageshellen Öffnung gebildeten von dem farbigen Licht beschienenen, und einen von der farbigen Öffnung gebildeten vom Tageslicht beschienenen. Der erstere erscheint dann in der Farbe des Glases, welches die eine Öffnung bedeckt, der zweite dagegen in der zu dieser komplementären Farbe. Ist z. B. die Farbe des Glases rot, so erscheint der von dem Tageslicht gebildete Schatten rot, der vom roten Licht gebildete, vom Tageslicht beleuchtete grünlich. Nimmt man statt der farbigen Öffnung das rotgelbe Licht einer Kerze, so erscheint der von ihr entworfene, vom Tageslicht beschienene Schatten deutlich blau, und zwar nicht, wie PÖHLMANN behauptet, objektiv blau gefärbt durch das blaue Himmelslicht, sondern, wie FECHNER richtig erkannte, hauptsächlich durch dieselbe Kontrastwirkung, wie in den vorher beschriebenen Versuchen, nur subjektiv blau. Durch Abänderung der Gröſsenverhältnisse beider Öffnungen kann man es stets dahin bringen, daſs der subjektiv und der objektiv gefärbte Schatten gleich intensiv gefärbt erscheinen. Hat man diese Gleicheit erreicht und vergröſsert dann die tageshelle Öffnung, so wird die subjektive Farbe des einen Schattens immer mehr mit Weiſs verdünnt und endlich ganz unscheinbar; verkleinert man die tageshelle Öffnung, so verdunkelt sich die subjektive Farbe allmählich beträchtlich. Schlieſst man die tageshelle Öffnung ganz, so daſs nur ein Schatten durch das Licht der farbigen Öffnung erzeugt wird, so zeigt dieser nach FECHNER immer noch die subjektive Komplementärfarbe, wenn auch ungleich schwächer als bei Zutritt von Tageslicht; er erscheint rot, wenn das Glas der farbigen Öffnung grün ist, und umgekehrt. Es ist klar, daſs in diesem Falle auf den Schatten gar kein Licht fällt, aus welchem die Komplementärfarbe erzeugt werden könnte, sondern nur etwas Licht von der Farbe des Glases, welches die Wände des Zimmers reflektieren; betrachtet man diesen Schatten durch eine innen geschwärzte Röhre für sich, so erscheint er daher auch in der Farbe des Glases, ein Beweis, daſs es nur das gleichzeitige Sehen des von der farbigen Öffnung beleuchteten Grundes ist, welches die subjektive Erschei-

nung der Komplementärfarbe bedingt. Setzt man in beide Öffnungen Gläser von derselben Farbe, von denen jedoch das eine heller gefärbt ist, so erscheint nach FECHNER der von dem helleren Glas beleuchtete Schatten in der subjektiven Kontrastfarbe. Sind beide Gläser gleich hell, aber die Öffnungen verschieden grofs, so soll zuweilen der von der kleineren Öffnung beleuchtete Schatten komplementär gefärbt erscheinen. Sehr einfach läfst sich der Versuch auch zeigen, wenn man ein Blatt weifses Papier von der einen Seite her durch rotgelbes Kerzenlicht, von der andren durch Tageslicht beleuchtet und auf dieses Papier einen Stab stellt, welcher dann wie vorher zwei Schatten wirft. Stets erscheint der von der Kerze entworfene, vom Tageslicht beschienene blau, also in der Komplementärfarbe des Kerzenlichts, um so deutlicher, je mehr beide Schatten an Dunkelheit sich gleichen.

Sehr instruktiv ist auch folgender von MEYER[1] angegebene Versuch. Legt man auf einen Streifen von farbigem Papier ein Schnitzelchen von grauem und darüber einen der farbigen Unterlage an Gröfse genau entsprechenden Streifen feines weifses Postpapier, durch welches das graue Papierstückchen undeutlich durchscheint, so erscheint das letztere deutlich in der Komplementärfarbe des farbigen Grundes. Legt man dagegen das graue Schnitzelchen oben auf das weifse Papier oder zeichnet man auf diesem die Umrisse des durchschimmernden Schnitzelchens auf, so bleibt die Kontrasterscheinung aus. Dieselbe tritt also nur ein, wenn sich das objektiv graue Feld von dem farbigen blofs durch seinen Farbencharakter unterscheidet, sie verschwindet, wenn es sich als selbständiges Objekt oder durch die bestimmt gezeichneten Konturen vom Grunde abhebt. Aufserdem zeigt dieser Versuch sehr evident, dafs die Kontrastfarben leichter und deutlicher hervortreten, wenn Farben- und Helligkeitsdifferenzen des induzierenden und induzierten Kontrastfeldes gering, als wenn sie beträchtlich sind, als wenn z. B. eine helle weifse Fläche auf einem Grund von heller gesättigter Farbe betrachtet wird.

Andre Versuche, welche sehr geeignet sind, die komplementären Kontrastfarben zu zeigen, sind folgende. Nimmt man ein grünlich gefärbtes Glas, belegt dasselbe mit Spiegelfolie und hält gegen dasselbe ein Streifchen weifses Papier, so erblickt man bei geeigneter Stellung des Auges und Papiers zwei Bilder, das von der Hinterfläche und das von der Vorderfläche des Glases gespiegelte. Das erstere erscheint in der Farbe des Glases, das zweite daneben gesehen nicht weifs, sondern deutlich rötlich gefärbt, also in der Komplementärfarbe des hinteren Bildes. Ist das Glas blau, so erscheint das vordere Bild gelb, ist es rot, so erscheint es grün, ist es gelb, so erscheint es blau. Hält man z. B. vor ein rotes Glas ein schwarz bedrucktes Stückchen Papier, so sieht man die schwarze Schrift in dem Bild der Hinterfläche grün, hält man ein schwarzes Papier mit weifser Schrift davor, so erscheint umgekehrt

[1] H. MEYER, POGGENDORFFs *Annalen*. 1855. Bd. XCV. p. 170. — Vgl. daneben ROLLETT, *Wiener Sitzber*. 1867. Math.-natw. Cl. 2. Abth. Bd. LV. a. a. O.

das vordere Spiegelbild derselben in der Komplementärfarbe der Glasfarbe (FECHNER). Hält man vor ein Auge ein kleines Stückchen weifses oder graues Papier und schiebt sodann eine farbige Fläche dahinter, so nimmt der Papierstreifen augenblicklich die komplementäre Färbung an, am leichtesten, wenn die Helligkeit des weifsen Papiers der des farbigen Grundes etwa gleich ist, und wenn letzterer den gröfsten Teil des Sehfeldes ausfüllt. Auch hierbei und bei ähnlichen Versuchen geht die ursprünglich komplementäre Färbung bei anhaltendem Fixieren leicht in die identische über. Blickt man z. B. durch ein Loch in einer roten Oblate auf einen weifsen Grund, so erscheint das Loch anfangs grünlich, später rötlich wie die Oblate gefärbt, um so leichter, wenn kleine Schwankungen des Blicks eintreten, so dafs ein im folgenden Paragraphen zu erklärendes grünes Nachbild des Oblatenrandes auf dem weifsen Grund erscheint und dieser wiederum durch Kontrastwirkung das Rotscheinen des Grundes begünstigt. Legt man auf weifsem Grund zwei verschiedenfarbige Oblaten nebeneinander und fixiert ihre Berührungsstelle, so überzieht sich nach FECHNER der Grund nach einiger Zeit mit der Mischfarbe beider Oblaten. Vortrefflich lassen sich eine Reihe von Kontrasterscheinungen mit Hilfe des Farbenkreisels demonstrieren. Klebt man auf die weifse Scheibe desselben vier unter rechten Winkeln zusammenstofsende schmale farbige Sektoren auf, unterbricht aber jeden Sektor in der Mitte zwischen Zentrum und Rand der Scheibe durch einen schmalen Streifen, welcher zur Hälfte schwarz, zur Hälfte weifs ist, so erscheint bei rascher Rotation der gesamte innere und äufsere Teil der Scheibe in einer weifslichen Färbung der Sektorenfarbe, zwischen beiden Abteilungen ein den zur Verschmelzung gebrachten schwarzweifsen Abteilungen entsprechender ringförmiger Streifen, dieser aber nicht grau, sondern in der Komplementärfarbe. Letztere wird undeutlich oder schwindet, wenn man die farbigen Sektoren zu breit, also die Farbe des Grundes zu gesättigt macht, oder wenn man den grauen Ring mit schwarzen Konturlinien einfafst, also dadurch eine auffallende weitere Abgrenzung neben dem Farbenunterschied zwischen induzierendem und induziertem Feld bewirkt. Teilt man eine farbige, z. B. gelbe, Scheibe des Farbenkreisels in konzentrische Ringe von gleicher Breite ein und füllt in jedem Ring einen Abschnitt, dessen Gröfse im Verhältnis zu der des Ringes vom Zentrum nach der Peripherie der Scheibe stetig abnimmt, mit einer andren Farbe, z. B. Rot aus, so sieht man bei der Umdrehung konzentrische Ringe von Orangefärbung, welche von Ring zu Ring vom innersten nach dem äufsersten hin mehr und mehr dem Gelb sich nähert. Es erscheint nun aber jeder einzelne Ring für sich nicht, wie man erwarten sollte, gleichmäfsig gefärbt, sondern an seinem inneren Rande, wo er an einen Ring von gesättigterer Farbe stöfst, viel heller, an seinem Aufsenrand, wo er an einen weniger gesättigten stöfst, viel dunkler. Auch diese Kontrastwirkung verschwindet, wenn man die Ringe durch schwarze Konturlinien voneinander abgrenzt. Sind die Ringe von verschiedenen Farben, so erscheint jeder am Innen- und Aufsenrand verschieden gefärbt, je nach der Kontrastwirkung, welche die Farbe des angrenzenden Ringes bedingt. Dafs nicht nur die Erregungen verschiedener Stellen einer und derselben Netzhaut aufeinander influieren, sondern auch die Erregungen der einen Retina von mafsgebender Bedeutung sein können für die Qualität der Empfindungen, welche die gleichzeitigen Erregungen der andren auslösen, lehrt der von FECHNER sogenannte **seitliche Fensterversuch**, welcher von SMITH ZU FOCHABERS angegeben, von BRUECKE als Kontrasterscheinung gedeutet worden ist. Um diesen Versuch anzustellen, läfst man von der Seite her Tages- oder Lampenlicht auf die Sclerotica des einen nach innen gedrehten Auges fallen und betrachtet dabei ein weifses Quadrat binokular auf schwarzem Grunde so, dafs man dasselbe als Doppelbild sieht. Dem beleuchteten Auge erscheint das ihm zugehörige Bild blaugrün, dem andren von der Nase beschatteten rot. Schwarze Quadrate auf hellem Grunde färben sich umgekehrt. BRUECKE erklärt die Farbe des mit dem beleuchteten Auge gesehenen halben Objekts daraus, dafs das die Sclera durch-

dringende im Augeninnern allseitig zerstreute Licht rot ist, bei längerer Dauer des Versuchs die Netzhaut für Licht seiner Art ermüdet und daher das Hervortreten der komplementären grünen Farbe in dem weifsen durch die Pupille eindringenden Licht begünstigt. Im Gegensatz zu diesem Grün erscheint dann dem unbeleuchteten Auge das Weifs rot. Doppelbilder dunkler Objekte erscheinen dagegen dem beleuchteten Auge in der Eigenfarbe des vollen Sclerallichts und dem beschatteten demgemäfs in der grünen Kontrastfarbe.[1]

Während FECHNER auf Grund seiner sorgfältigen und zugleich fundamentalen Versuche zu der Ansicht gelangte, dafs die subjektive Kontrastfarbe regelmäfsig die komplementäre der objektiven induzierenden Farbe sei, bewies BRUECKE, dafs dunkle Objekte auf grünem oder violettem Grunde betrachtet konstant die Farbe des letzteren annehmen. HELMHOLTZ und AUBERT[2] haben diese Angabe nicht nur bestätigt, sondern auch noch dahin erweitert, dafs überhaupt allen Farben die von BRUECKE entdeckte Induktionswirkung zukommt, vorausgesetzt, dafs man die dunklen Objekte, welche sich mit der induzierten Farbe überziehen sollen, ruhig fixiert.

Der Versuch wird nach BRUECKE am besten in der Weise ausgeführt, dafs man durch eine mit verschiedenfarbigen Glasplatten verschliefsbare grofse Öffnung Licht in ein dunkles Zimmer fallen läfst und zwischen der Lichtquelle und dem Auge eine schwarze Scheibe anbringt, deren dunkles Bild uns dann im Zentrum einer farbenhellen Fläche erscheinen mufs.

Was nun die Erklärung der im vorstehenden beschriebenen mannigfachen Kontrasterscheinungen betrifft, so läfst sich zunächst mit Bestimmtheit erweisen, dafs alle die in Frage stehenden Erscheinungen rein subjektiv, dafs die Kontrastfarben durchaus nicht objektiv aufserhalb des Auges vorhanden sind, dafs nicht Lichtwellen von einer der Empfindungsqualität entsprechenden Länge von den Objekten, welche in den Farben erscheinen, ausgehen. FECHNER hat bereits in seiner ersten Abhandlung mit grofsem Fleifs durch scharfsinnige Versuche die von OSANN[3] behauptete objektive Natur der Kontrastfarben widerlegt und aus denselben Versuchen, durch welche OSANN die Objektivität erwiesen zu haben glaubte, das Gegenteil abgeleitet.

Nur einer dieser Beweise möge hier seinen Platz finden. Stellt man auf die oben angegebene Weise mit zwei Öffnungen im Laden zwei komplementär gefärbte Schatten her und betrachtet durch eine innen geschwärzte Papprōhre den einen vom farbigen Licht gebildeten vom Tageslicht beleuchteten so, dafs er allein das Gesichtsfeld erfüllt, so erscheint er doch ebenso gefärbt, als wenn man ihn ohne Röhre betrachtet. OSANN schliefst hieraus auf das reelle Vorhandensein dieser Farbe des Schattens, weil sie sich auch bei Wegfall des kontrastierenden Eindrucks der Umgebung auf die Netz-

---

[1] Vgl. BREWSTER, POGGENDORFFs *Annalen*. 1833. Bd. XXVII. p. 490. — E. BRUECKE, ebenda. 1851. Bd. LXXXIV. p. 418. — FECHNER, *Abhdl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1860. Bd. XII. p. 71 u. 146.

[2] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*. p. 396. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut*. p. 386.

[3] OSANN, POGGENDORFFs *Annalen*. 1833. Bd. XXVII. p. 694, 1836. Bd. XXXVII. p. 287, 1837. Bd. XLII. p. 72.

haut zeige. Das Faktum ist richtig, die Deutung aber falsch. FECHNER[1] fand ebenfalls den Schatten bei Betrachtung durch die Röhre noch komplementär gefärbt; aber er behielt auch dann noch dieselbe Farbe, wenn das farbige Glas von der Öffnung während der Betrachtung durch die Röhre weggenommen, oder durch ein andersfarbiges, selbst durch das komplementär gefärbte Glas ersetzt wurde. Die von dem neuen Farbenglas geforderte Komplementärfarbe zeigte sich erst nach Entfernung der Pappröhre, wenn also die Einwirkung des Kontrastes möglich wurde. Blickt man dagegen durch die Röhre auf den von dem farbigen Licht beleuchteten Schatten, der unstreitig objektiv gefärbt ist, so erkennt man momentan die neue Farbe beim Wechsel des Glases. Blickt man ferner auf den vom Tageslicht beleuchteten Schatten durch die Röhre, bevor das Farbenglas eingesetzt ist, so kommt der Eindruck der Komplementärfarbe nach Einsatz des farbigen Glases überhaupt nicht zustande; der Schatten erscheint in der objektiven Farbe des Glases selbst, infolge der Reflexion von den Zimmerwänden. Hieraus geht unzweifelhaft hervor, daſs im ersten Versuche das Fortbestehen des komplementären Eindrucks lediglich auf einer gewissen Hartnäckigkeit, mit welcher die subjektive Farbe auch nach dem Aufhören der Ursache sich erhält, beruht.

So entschieden nun die Nichtobjektivität der Kontrastfarben erwiesen ist, so ist doch mit der Bezeichnung „subjektive Farben" durchaus nicht alles erklärt. Es fragt sich vor allem: ist ein positiver Erregungszustand der peripherischen Nervenenden, also der Netzhautteile, auf welche das Bild des subjektiv gefärbten Objektes fällt, vorhanden, und zwar derselbe Erregungszustand, welchen die der subjektiven Farbe entsprechenden Lichtwellen erzeugen? oder entsteht die Kontrastfarbe in den zentralen Endorganen des Opticus durch eine wechselseitige Umstimmung der verschiedenen in ihnen ablaufenden Empfindungsprozesse? oder endlich ist bei den farbigen Schatten z. B. der Erregungsprozeſs, welchen der subjektiv gefärbte Schatten vermöge seiner Beleuchtung durch gemischtes Tageslicht hervorbringt, in den peripherischen sowohl als auch in den zentralen Apparaten des Sehnerven genau derselbe, wie er es bei Ausschluſs der die Umgebung überziehenden Kontrastfarbe sein würde, die Erscheinung der Komplementärfarbe also lediglich eine Täuschung des Urteils über die Qualität der Empfindung? Ausgezeichnete Beobachter, wie FECHNER und PLATEAU[2], haben die Kontrasterscheinungen als Reaktionsveränderungen des Sehnervenapparats aufgefaſst, wobei der erstere annahm, daſs der Eindruck, welchen eine Stelle der Netzhaut empfängt, auf eine gewisse Weise mitreagiere auf die übrigen, der letztere, daſs eine Art wellenartiger Ausbreitung der Erregung von den induzierenden auf die induzierten Netzhautpartien stattfinde. Keiner von beiden hat es jedoch unternommen den physiologischen Vorgang, durch welchen die Erregung einer Netzhautpartie ihre Nachbarschaft in Miterregung zu versetzen imstande sei, näher zu bestimmen, bis endlich HERING auf Grund umfassender Untersuchungen

[1] FECHNER, a. a. O. u. POGGENDORFFs *Annalen*. 1838. Bd. XLIV. p. 221 u. 513.
[2] PLATEAU, *Annal. de chim. et de phys.* 1835. T. LVIII. p. 337. — POGGENDORFFs *Annal.* 1834. Bd. XXXII. p. 543, 1836. Bd. XXXVIII. p. 626.

die folgende Theorie zur Diskussion stellte. Dieselbe fuſst zunächst auf der schon früher (p. 470) erwähnten Annahme zweier gegensätzlichen Bewegungsprozesse der nervösen Sehsinnsubstanz, eines assimilierenden Restitutions- und eines dissimilierenden Zersetzungsvorgangs, welche jeder für sich eine besondere Empfindungsqualität auslösen, wird ferner aber noch durch einen Beweis gestützt, dessen Schärfe erst nach den Betrachtungen des folgenden Paragraphen in vollem Umfange gewürdigt werden kann, und welcher daher auch dort erst von uns näher erörtert werden soll, dem Beweise nämlich, daſs jeder dieser gegensätzlichen Prozesse, welche sich bei gleichzeitigem Bestehen in einer und derselben Netzhautstelle gegenseitig vernichten, durch einen geeigneten Reiz für sich allein hervorgerufen stets den andren sowohl in der direkt gereizten Netzhautregion als auch in der Nachbarschaft derselben miterzeugt. Nach dieser Auffassung läuft also einerseits neben dem dissimilierenden Erregungsprozesse, welcher die Einwirkung des weiſsen Lichts auf die Retina begleitet, stets ein assimilierender einher, welcher die Empfindung von Schwarz bedingt und einen merklichen Grad zunächst nur in der Nachbarschaft der vom weiſsen Licht betroffenen Stelle erreicht, anderseits neben dem assimilierenden der schwarzen Empfindungen ein die Nachbarregion in Thätigkeit versetzender dissimilierender. Grenzen daher in unserm Gesichtsfelde schwarze und weiſse Flächen aneinander, so wird jedes dunkle Bild den im weiſsen Bildbereiche herrschenden Dissimilations-, und umgekehrt jedes helle den im dunklen Bildbereiche vorhandenen Assimilationsprozeſs steigern, das Schwarz neben Weiſs also schwärzer, das Weiſs neben Schwarz weiſser erscheinen. Hat jedoch nach längerem Fixieren der betrachteten Objekte der assimilierende Prozeſs das mögliche Maximum des nervösen Stoffansatzes, der dissimilierende dasjenige des Stoffverbrauchs erzielt, so verkehren sich ebenso notwendig die subjektiven Erscheinungen in ihr Gegenteil, die weiſsen Flächen werden durch den in ihrem Bildbereiche relativ und absolut anwachsenden Assimilationsvorgang dunkler, die schwarzen infolge eines gesteigerten Dissimilationsvorgangs, welcher durch die vorangegangene Anhäufung erregbarer Substanz und den infolge davon gesteigerten Stoffwechsel bedingt wird, heller, den früheren Kontrastwirkungen folgen somit diejenigen der Induktion auf dem Fuſse. Alles was hier für Schwarz und Weiſs auseinandergesetzt worden ist, überträgt Hering unmittelbar auf seine antagonistischen Farbenpaare, grün-rot und gelb-blau, läſst indessen vorläufig dahingestellt, welche derselben einen dem assimilierenden, welche einen dem dissimilierenden ähnlichen Erregungsprozeſs auslöst. Die Reaktionsempfindung, welche der Umgebung einer von farbigem Licht getroffenen Netzhautstelle entstammt, hat demgemäſs regelmäſsig einen antagonistischen Charakter, und daher finden wir die subjektive Kontrastfarbe auch stets komplementär, d. h. antagonistisch

zu der objektiven des Lichtreizes. Erst dann, wenn bei längerem Fixieren die Gröfse der Zersetzung, beziehungsweise der Neubildung, aus Mangel an Material abgenommen hat, sehen wir die komplementäre Kontrastfarbe die Farbe des Objekts annehmen, d. h. die Erscheinung der BRUECKEschen Farbeninduktion beginnen. Während HERINGS Bemühen darauf gerichtet ist, Kontrast- und Induktionserscheinungen aus einem gemeinsamen Gesichtspunkte zu erklären und beide auf objektive Thätigkeitszustände der erregbaren Sinnessubstanz zurückzuführen, sehen wir BRUECKE, den Entdecker der Induktionserscheinungen, streng zwischen Kontrastfarben, welche auf weifsen oder grauen Objekten auftreten, und induzierten, welche schwarze Objekte annehmen, unterscheiden. Für die Kontrastfarben nimmt BRUECKE an, dafs der Erregungszustand der betreffenden Netzhautstellen nicht der Qualität der subjektiven Farbe, sondern der Einwirkung des objektiven weifsen Lichts entspreche. Gesetzt den Fall, es sei von den beiden Öffnungen, durch welche zwei komplementär gefärbte Schatten erzeugt werden, die farbige durch grünes Glas geschlossen, so erscheint der subjektiv gefärbte Schatten rot, obwohl die betreffende Netzhautstelle sicher nicht allein rote Lichtwellen, sondern gemischtes weifses Licht empfängt. Es bleiben nur zwei Möglichkeiten: entweder befindet sich jene Netzhautstelle in dem Erregungszustand, welcher dem Weifs entspricht, und nur die durch das grüne Licht der Umgebung im „Sensorium“ hervorgebrachte Verstimmung ist es, welche uns das Weifs für Rot halten läfst, oder das grüne Licht ändert die Erregbarkeit der ganzen Netzhaut so, dafs weifses Licht einen Erregungszustand, welchen sonst nur rotes Licht erzeugt, produziert. Im Gegensatz zu HERING befürwortet BRUECKE nicht die letztere, sondern gerade die erste Annahme, und zwar deshalb, weil gewisse Analogien für dieselbe geltend gemacht werden können. Und in der That läfst sich nicht leugnen, dafs fast alle Sinne analoge Beispiele von Umstimmung des Urteils über eine Empfindungsqualität durch Kontrast bieten. Wasser von + 10° erscheint der eingetauchten Hand kalt, wenn sie vorher in Wasser von 20° eingetaucht war, warm dagegen, wenn sie vorher mit Wasser von 5° in Berührung war. Ebensowenig wie wir eine absolute Vorstellung von warm und kalt im Gedächtnis festhalten, ebensowenig ist auch unsre Vorstellung von der Empfindungsqualität des Weifs eine unveränderliche, absolute, sondern die tägliche Erfahrung lehrt uns, dafs wir zu verschiedenen Zeiten nacheinander betrachtete Objekte oft für weifs halten, welche gleichzeitig nebeneinander gesehen sehr verschieden gefärbt erscheinen. BRUECKE führt die bekannte Erfahrung an, dafs die Gegenstände, durch eine farbige Brille betrachtet, anfangs zwar in der Farbe des Glases, sehr bald aber in ihrer eignen gesehen werden, weil sich offenbar unsre Vorstellung gewissermafsen für die Farbe des Glases

akkommodiert hat. Trägt man z. B. eine blaue Brille, so erscheint Schnee, durch dieselbe betrachtet, sehr bald vollkommen weifs, und nur ein Blick über das Brillenglas hinweg zeigt uns die Differenz des farbigen Weifs gegen das natürliche. Auf gleiche Art erklärt nun BRUECKE, dafs der vom rein weifsen Tageslicht beleuchtete Schatten neben dem mit überschüssigem Grün gemischten Weifs der Umgebung, durch welches die Vorstellung des Weifs gewissermafsen verschoben wird, uns rot erscheint, obwohl der Erregungszustand der dem Schatten entsprechenden Netzhautstelle derselbe ist, wie ihn weifses Licht als solches hervorbringt. Die subjektiven komplementären Kontrastfarben beruhen demnach nicht auf positiven korrespondierenden Erregungszuständen der Netzhäute, sondern nur auf einer Veränderung des Mafsstabes, nach welchem das Sensorium die nackten Empfindungsqualitäten beurteilt und deutet.

Ganz anders verhält es sich nach BRUECKE mit den induzierten Farben, bei welchen nach ihm eine falsche Deutung eines durch objektives Licht hervorgerufenen Erregungszustandes in der Vorstellung ausgeschlossen ist. Er sucht zu beweisen, dafs an den beschatteten Netzhautstellen notwendig ein positiver, der Qualität der induzierten Farbe entsprechender Erregungszustand vorhanden sein müsse; er folgert dies vor allem aus der Thatsache, dafs die induzierten Farben als solche imstande sind, komplementär gefärbte Nachbilder, von denen im folgenden Paragraph die Rede sein wird, zu liefern. Hat man der oben beschriebenen Methode gemäfs die schwarze Scheibe auf grünem Untergrunde so lange betrachtet, bis sie ebenfalls grün erscheint, und schliefst dann das Auge, so erblickt man ein helles rotes Nachbild der Scheibe auf dunklem Grund; die induzierte Farbe entwickelt in diesem Falle also ein komplementäres Nachbild, während die induzierende objektive Farbe kein solches hervorbringt. Die Beweiskraft dieser Thatsache wird erst aus den folgenden Erörterungen vollkommen verständlich werden. Wie man leicht erkennt, ist BRUECKE in der Deutung der Induktionserscheinungen als der Vorgänger HERINGS zu bezeichnen, in der Deutung der Kontrasterscheinungen ist er dagegen derjenige von HELMHOLTZ, welcher letztere umgekehrt wie HERING gerade den psychologischen Teil der BRUECKEschen Hypothese weiter entwickelt hat, um auch die Induktionserscheinungen aus ihr ableiten und auf einen mit den Kontrasterscheinungen gemeinsamen Ursprung zurückführen zu können. Wir entnehmen dem Raisonnement von HELMHOLTZ folgendes. Betrachten wir beispielsweise ein weifses oder graues Objekt auf rotem Grunde, so sind wir für die Beurteilung der von dem Objekt hervorgerufenen Empfindungsqualität ausschliefslich auf den Vergleich desselben mit der vom roten Grunde erzeugten angewiesen, und daher besonders geneigt, nur die der Anschauung sich aufdrängenden Unterschiede beider Empfindungsqualitäten zu

beachten und nach ihnen allein unser Urteil einzurichten. Wir werden den Unterschied des weifsen Objekts gegen den unmittelbar daran grenzenden roten Grund für gröfser halten als den Unterschied dieses weifsen Objekts gegen eine andre entfernt von ihm im Sehfeld auftretende Farbe oder gegen eine Empfindungsqualität, welche wir nur in der Erinnerung festhalten, und zwar werden wir uns leichter in der Beurteilung kleiner Unterschiede als in derjenigen grofser täuschen. Damit wir das Weifs als solches sicher beurteilen könnten, müfsten wir es entweder mit einem andren als Weifs anerkannten Weifs vergleichen können, was eben unter den Verhältnissen, unter welchen die Kontrastfarben auftreten, nicht möglich ist; oder wir müfsten in der Erinnerung als Mafsstab eine unverrückbare Vorstellung von absolutem Weifs besitzen, mit der wir jenes Weifs messend vergleichen könnten, was offenbar nicht der Fall ist; oder endlich, wir müfsten imstande sein zu beurteilen, ob nach YOUNGS Hypothese die gegebene weifse Empfindung in dem richtigen Intensitätsverhältnis aus den drei Grundempfindungen gemischt sei, was aller Erfahrung widerspricht. Welch geringe Sicherheit unsrer Beurteilung von Intensitätsverhältnissen verschiedener Farbenempfindungen beiwohnt, wie grofs daher die Schwankungen unsers Begriffs von Weifs sind, geht am besten aus der schon angeführten Erfahrung hervor, dafs wir bei längerer Betrachtung weifser Objekte durch farbige Gläser, vorausgesetzt dafs die Farbe derselben nicht gesättigt ist, erstere unfraglich für weifs halten. Es ist daher auch nicht undenkbar, dafs, sobald irgend eine Farbe in unserm Sehfeld vorherrschend ist, sich unsre Vorstellung von Weifs verschiebt, der Qualität der vorherrschenden Farbe nähert, dafs also in dem angeführten Fall durch den vorherrschenden roten Grund unser Urteil bestimmt wird, ein rötliches Weifs für Weifs anzusehen und dieses als Mittelfarbe der Vergleichung andrer Farben zu Grunde zu legen, ein reines Weifs daher, dessen Unterschied gegen das vorgestellte Normalweifs darin besteht, dafs es zu wenig Rot enthält, d. h. zu reich an komplementärem Grün erscheint, als Grün anzusprechen. Natürlich haben die Schwankungen des Begriffs Weifs ihre bestimmten nicht zu weiten Grenzen; sehen wir durch ein gesättigtrotes Glas, so wird uns ein weifser Gegenstand niemals weifs, sondern stets rot erscheinen. Hiermit steht im Einklange, dafs die Kontrastfärbungen bei einer schwachen Färbung des vorherrschenden Lichts ebenso deutlich oder noch deutlicher hervortreten, als wenn dasselbe gesättigt ist, ferner dafs die Erscheinungen gröfsere Lebhaftigkeit besitzen bei gleicher Helligkeit des induzierenden Grundes und des weifsen Induktionsobjekts, endlich dafs sie am sichersten erscheinen, wenn der farbige Grund und das weifse Feld nur durch ihre Farbe sich unterscheiden, das letztere nicht noch besonders durch bestimmte Konturen und Schatten als Objekt von dem Grunde abgegrenzt ist, wenn also die ganze Aufmerksamkeit

auf die Vergleichung der Farben als des einzigen Unterschiedes konzentriert ist.

Die Wahl zwischen den hier näher besprochenen drei Theorien der Induktions- und Kontrasterscheinungen ist insofern leicht, als die offenbare Verwandtschaft beider Erscheinungskategorien auf einen gemeinsamen Ursprung derselben hindeutet und denjenigen Theorien also den Vorrang zuweist, welche beide aus einer gemeinschaftlichen Ursache herzuleiten bestrebt sind. Man wird demnach unsers Erachtens nur zwischen der von HERING und der von HELMHOLTZ aufgestellten Hypothese schwanken können. Zu bestimmen aber, welche von ihnen und ob überhaupt eine von ihnen den ausschließlichen Vorzug verdient, ist bei dem rein hypothetischen Charakter ihrer Grundlagen zur Zeit unmöglich.

Ganz außerhalb der eben besprochenen Erklärungen, welche HERING BRUECKE und HELMHOLTZ von den Kontrast- und Induktionserscheinungen gegeben haben, stehen die Versuche einiger wenigen, welche die fraglichen Phänomene aus Nachbildern ableiten zu können glaubten. Es ist allerdings wahr, und wir kommen im folgenden Paragraphen genauer darauf zurück, daß komplementäre Färbungen weißer Objekte regelmäßig zum Vorschein kommen, wenn letztere ihre Bilder auf Netzhautstellen werfen, welche vorher von farbigem Licht erregt worden waren, wenn also der Blick von dem farbigen Grunde auf das weiße Objekt wandert. Allein FECHNER hat schon gezeigt, daß die Kontrasterscheinungen auch bei unverwandtem Blick von Netzhautstellen aus, welche nicht vorher dem Einfluß farbigen Lichts ausgesetzt waren, entstehen, und überdies bleiben sie, wie AUBERT[1] bewiesen hat, bei momentaner Beleuchtung durch den elektrischen Funken, wo also die Zeitdauer der Erregung viel zu kurz ist, um die Entstehung komplementär gefärbter Nachbilder zu ermöglichen, keineswegs aus.

§ 124.

Von den zeitlichen Verhältnissen der Lichtempfindungen und den Nachbildern. Die erregende Wirkung des Lichts auf die Endapparate des Sehnerven bedarf bei schwachen Lichtreizen einer gewissen unschwer bestimmbaren Zeit, um einen für die Empfindung merklichen Grad nervöser Thätigkeit auszulösen, bei starken Reizen wird dieses Vorbereitungsstadium, die latente Reizdauer, unmeßbar klein und fehlt bei sehr starken wohl ganz.[2]

Um die vorstehenden Sätze zu erweisen, schraubt man an die Zeichenplatte eines Pendelmyographions einen schwarz überstrichenen Metalldraht an und versieht die freie Spitze desselben abwechselnd mit hellgrauen oder ganz weißen Papierquadraten von 2 qcm Seite, von welchen ein Fernrohr bei

---

[1] AUBERT, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1858. Bd. V. p. 290, u. *Physiol. d. Netzhaut.* p. 383.

[2] A. FICK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 739. — S. EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1868. Bd. LVIII. p. 601.

Ruhelage der Pendelvorrichtung, wo sie also den tiefsten Punkt des Schwingungsbogens einnehmen, scharfe Bilder entwirft. Es gelingt nun sehr leicht, den Pendelschwingungen durch passende Änderung des Elongationswinkels Geschwindigkeiten zu erteilen, bei welchen der Durchgang des hellgrauen Papierquadrats durch das Fadenkreuzzentrum des Fernrohrs ganz unbemerkt bleibt, dagegen nicht Geschwindigkeiten herzustellen, bei welchen auch das weiſse Papierquadrat unsichtbar würde. Der letzte Teil unsrer Angaben stimmt völlig mit den älteren Mitteilungen A. Ficks überein, welcher zuerst das hier berührte Gebiet einer genaueren Prüfung unterwarf und bei Verwertung eines andren Versuchsverfahrens ebenfalls keine hinreichende Geschwindigkeit erzielen konnte, um weiſse Papierflächen eindruckslos an dem beobachtenden Auge vorbeizuführen. Die Kleinheit der noch zu ermittelnden Zeitgröſse für starke Reizes läſst sich aber ungefähr aus der Angabe S. Exners entnehmen. daſs weiſses Licht noch bei 0,0001 der Einwirkungsdauer eine deutliche Empfindung auslöst und in bezug auf sehr intensive Reize die Thatsache, daſs der elektrische Funke trotz seiner fast unendlich kurzen Dauer einen intensiven Eindruck erzeugt.

Es bedarf ferner einer gewissen Zeit, damit eine Lichtempfindung das dem Reize entsprechende Intensitätsmaximum erreicht. Der erste, welcher die Existenz eines solchen Verhaltens wenigstens für farbiges Licht wahrscheinlich gemacht hat, war Helmholtz. sodann haben Bruecke, S. Exner[1] und die schon früher (s. o. p. 457) von uns berücksichtigten Untersuchungen Kunkels die noch mangelnden direkten Belege für diesen Satz sowohl für weiſses als auch für farbiges Licht beigebracht. Übereinstimmend geht aus den Arbeiten der beiden letzten Beobachter hervor, daſs die Schnelligkeit, mit welcher die Empfindung ihrem Maximum zustrebt, in bestimmter Beziehung zu der Intensität des Reizes steht und im allgemeinen mit der Gröſse des letzteren wächst. Eine genauere Ermittelung der zwischen Reizgröſse und Wachstumschnelle der Empfindung existierenden Beziehung liegt indessen nur für weiſses Licht vor, für welches Exner aus einer gröſseren Reihe von Untersuchungen nachwies, daſs die Zeiten, welche zu einer maximalen Erregung erforderlich sind, in arithmetischer Progression zunehmen, wenn die zugehörigen Reizgröſsen in geometrischer abnehmen. Wie aber Kunkel[2], welcher den Exnerschen Satz für weiſses Licht bestätigt fand, mit Recht hervorhebt, kann derselbe immerhin nur innerhalb gewisser und zwar ziemlich enger Grenzen Gültigkeit besitzen, da sich sowohl nach der Seite der wachsenden als auch nach derjenigen der abnehmenden Reizgröſsen bald Grenzwerte der fraglichen Zeitgröſse ergeben, welche bei weiteren Modifikationen der ersteren keine Veränderungen von merklichem Belange mehr erleiden. Exners Zahlen für die Anschwellungsgeschwindigkeit der weiſsen Lichtempfindungen variieren zwischen einem Minimum von 0,076 Sek. und einem Maximum von 1,166 Sek.,

---

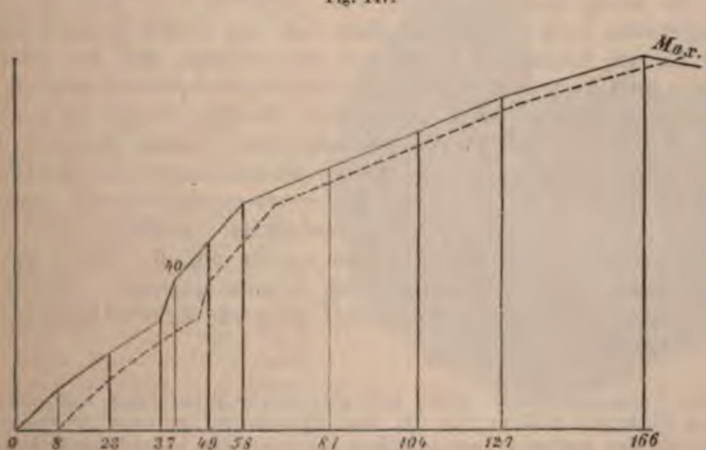
[1] Bruecke, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1864. Bd. XLIX. p. 128. — S. Exner, a. a. O.

[2] Kunkel, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 197.

während die Reizgröfsen zwischen der Einheit, der Helligkeit einer von direktem Sonnenlicht beschienenen weifsen Papierfläche und $^1/_{16}$ dieser Helligkeit wechselten. In KUNKELS Versuchen betrugen die entsprechenden Werte für rotes Licht 0,071 und 0,0573 Sek., für grünes 0,133, 0,097 und 0,0699 Sek., für blaues 0,102 und 0,0916 Sekunde, wobei im ersten Falle die Helligkeitsverhältnisse zwischen 1 und 2, im zweiten Falle zwischen 1, 2 und 4, im dritten wiederum nur um das doppelte schwankten.

Das Ansteigen der Empfindungsgröfse bis zu ihrem schliefslichen Maximum erfolgt nach EXNER nicht ganz gleichmäfsig, sondern geht anfänglich sehr rasch, späterhin langsamer von statten. Trägt man daher die dem Empfindungsmaximum vorangehenden experimentell ermittelten geringeren Empfindungsgrade als Koordinaten auf eine

Fig. 147.



Abscisse auf, deren Teile 0,0001 Sek. bedeuten, so wird die Verbindungslinie der Koordinatengipfel, d. i. die Kurve des zeitlichen Empfindungswachstums, im allgemeinen mit konkaver Krümmung gegen die Abscisse (s. Fig. 147) verlaufen müssen. Über das weitere Verhalten der Kurve jenseits ihres Maximalpunktes geben sorgfältige, unter FICKS Leitung angestellte Untersuchungen von C. F. MUELLER[1], deren wesentliche Punkte sämtlich auch von S. EXNER bestätigt worden sind, Auskunft. Dafs die Empfindungsgröfse bei längerer Reizdauer keinen konstanten Wert behält, war schon lange bekannt und auf Rechnung eines Ermüdungsvorgangs der Retina oder überhaupt des Sehorgans gebracht worden. Den zeitlichen Verlauf dieses Vorgangs hat dagegen zuerst C. F. MUELLER ermittelt. Sein

[1] C. F. MUELLER, *Vers. üb. d. Verlauf der Netzhautermüdung.* Diss. inaug. Zürich 1866. — Vgl. auch S. EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1868. Bd. LVIII. p. 601.

Verfahren bestand darin, eine weiſse Papierfläche unverwandt zu fixieren und die scheinbare Helligkeit derselben von Zeit zu Zeit mit der photometrisch bestimmten Helligkeit verschiedener grauer momentan an dem beobachtenden Auge vorbeigeführten Papiersorten zu vergleichen. Die wirkliche Helligkeit der Papierfläche gleich eins gesetzt, lieſs sich dann die allmählich wachsende scheinbare Verdunkelung tabellarisch wie folgt ordnen:

Reizdauer in Sek.	3″	5″	10″	15″	20″	25″	30″
Scheinbare Helligkeit	0,72	0,66	0,49	0,46	0,43	0,37	0,35

Auffälligerweise variieren die erhaltenen Zahlen nicht mit der Intensität des Reizes, sondern, wie MUELLER findet, nur mit der Tagesstunde, und, wie aus Beobachtungen von MAXWELL, HELMHOLTZ und EXNER[1] hervorgeht, mit der anatomischen Lage der erregten Retinastelle. In bezug auf den ersten Fall erfahren wir, daſs die Empfindungsgröſse nach erreichtem Maximum am frühen Morgen steiler absinkt als am Abend, in bezug auf den zweiten, daſs das zeitliche Entstehen und Vergehen der Empfindung in der *fovea centralis* sich merklich verlangsamt zeigt gegen die gleichen Vorgänge auf der übrigen Netzhaut; der Punkt des schärfsten Sehens reagiert demnach auf Reizungen träger als die peripheren Zonen der Retina.

Im allgemeinen wird jedoch immer gesagt werden können, daſs die Kurve des Empfindungswachstums, nachdem sie ihren höchsten Punkt erreicht hat, alsbald wieder abfällt, und zwar anfänglich rasch, später langsamer der Abcisse zustrebt. Es ist gestattet, diesen absteigenden Kurventeil kurz als Ermüdungskurve zu bezeichnen.

Die Versuchsmethode, deren sich EXNER zur Ermittelung der oben angeführten Resultate bedient hat, ist von HELMHOLTZ ersonnen worden. Der Apparat, welcher gestattet zwei beliebige Lichtreize von beliebig veränderlicher Zeitdauer miteinander zu vergleichen, besteht aus einer schwarzen Samtscheibe von dem Aussehen der Fig. 148, welche mit konstanter und genau bestimmbarer Geschwindigkeit in der Richtung des gezeichneten Pfeils rotiert. Blickt man mittels eines Fernrohrs durch die verstellbaren Ausschnitte *a* und *i* nach zwei Lichtquellen von verschiedener, aber bekannter Intensität, so konstatiert man leicht, daſs dem Sektor, durch welchen die Strahlen der stärkeren von ihnen fallen, eine kleinere Winkelgröſse erteilt werden muſs, als dem andren von der schwächeren erhellten, wenn das Gesichtsfeld beider Sektoren gleich stark beleuchtet erscheinen soll. Damit nun aber auch angegeben werden könne, um wie viel der stärkere Lichtreiz an Intensität eingebüſst habe, muſs nicht nur die absolute Intensität beider Reize bekannt sein, sondern auch darüber kein Zweifel herrschen, daſs die Intensität des schwächeren durch den Versuch selbst keinerlei Änderungen erfahren habe—eine Forderung, welcher ersichtlicherweise erst Genüge geschieht, wenn die Wirkungsdauer des schwächeren Reizes durch Einstellung des betreffenden Ausschnitts so reguliert worden ist, daſs das überhaupt mögliche Empfindungsmaximum ausgelöst wird. Dann freilich ergibt

[1] MAXWELL, *Edinburgh Journ.* 1856. Bd. IV. p. 337. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 420. — EXNER, a. a. O. p. 629.

ich aus dem Versuch, dafs die gleich starke Empfindung, welche der stärkere Reiz bei einer kürzeren Dauer erzeugt, einer Abschwächung desselben bis auf as bekannte Intensitätsmafs des kleineren entsprechen mufs, und dann lassen ich auch durch Modifizierung des schwächeren Vergleichsreizes, sei es dafs an denselben um gemessene Werte steigert oder mindert, die für andre längere der kürzere Zeitintervalle bestehenden Empfindungsgröfsen des stärkeren ruieren, kurz die Daten gewinnen, welche die Konstruktion der oben miteteilten Kurve Fig. 147 ermöglichen. Es handelt sich also bei jedem Versuch unächst darum, das Empfindungsmaximum des schwächeren Reizes sicher herustellen. Das Verfahren, welches dahin führt, stützt sich auf folgende Berachtung. Man ziehe eine zweite, in der Abbildung Fig. 147 punktierte Kurve, elche der ersten völlig kongruent ist, aber statt bei 0 bei 8 beginnt. Beide Kurven werden sich in ihrem ansteigenden Laufe mehr und mehr nähern und ndlich, wie aus der Zeichnung irekt hervorgeht, nahe ihrem ipfel, da wo die erste bei überanger Reizdauer in den absteigenen Bogen der Ermüdungskurve (s. .) übergehen müfste, einander chneiden. Hieraus ist also zu chliefsen, dafs zwei zeitlich nicht u weit auseinanderliegende kurzauernde Lichtreize, welche unsre Retina nacheinander erregen, nur ann als gleich stark geschätzt erden, wenn sie beide das Maxiuum der Empfindung auslösen. Erscheinen daher zwei Lichtquellen urch die rotierende Scheibe Fig. 148 indurch gleich hell, so wird die em äufseren Ausschnitt *a* angeörige erstens um ein kleines Zeitntervall früher als die zweite durch en inneren Ausschnitt *i* beobachte zur Wahrnehmung gelangen, nd werden ferner nach dem esagten beide nahezu das mpfindungsmaximum auslösen. Es erübrigt dann nur die eine Lichtquelle urch eine intensivere zu ersetzen, um die vorhin erörterten Versuchsreihen irekt anknüpfen zu können. In bezug auf das von Kunkel benutzte experientelle Verfahren ist zu bemerken, dafs sich dasselbe, einige im Original einusehende Modifikationen abgerechnet, dem von Exner in Gebrauch gezogenen uf das engste anschliefst. Brueckes Versuchsmethode ist einfacher, aber auch nvollkommener als die eben beschriebene, weil sie nur einen einzigen Zeitwert stzustellen erlaubt, denjenigen nämlich, bei welchem irgend eine Lichtempfindung erade ihr Maximum erreicht hat. Eine weifse Scheibe mit einem schwarzen Halbinge wird in Rotation gesetzt und die Drehungsgeschwindigkeit gemessen, bei elcher eben noch der schwarze und der ihn zum Kreise ergänzende weifse ogen bei gesonderter Betrachtung durch ein Fernrohr in der Empfindung charf getrennt werden. Aus der bekannten Geschwindigkeit und der Gröfse es weifsen Halbbogens berechnet sich dann die Erregungsdauer durch den tzteren im bezeichneten Augenblick. Bruecke findet dieselbe gleich 0,186 Sek., in Wert, welcher den von Exner erhaltenen Maximalzeiten allerdings sehr ahe liegt.

Fig. 148.



Ebenso wie das Entstehen der Lichtempfindungen ist auch das Vergehen derselben ein zeitlich bedingter Akt. Jede Lichtempfindung

überdauert den objektiven Reiz[1] um einen unter verschiedenen Bedingungen verschiedenen, oft sehr beträchtlichen Zeitraum; dieselben Netzhautteile, welche ein leuchtendes Objekt noch eben zur Empfindung gebracht haben, erzeugen nach Entfernung desselben bei Abwendung oder Schluſs des Auges ein Nachbild, mit andern Worten, die erregte Sehsinnsubstanz kommt nach Beseitigung des Reizes nicht momentan zur Ruhe, sondern verharrt noch eine Zeitlang im Erregungszustand. Eine Menge bekannter Erscheinungen und leicht zu wiederholender Versuche beweisen das Andauern der Empfindung nach Fortfall jeder objektiven Einwirkung. Schaut man einen Augenblick in die Sonne oder gegen ein helles Fenster und schlieſst dann das Auge, oder wendet es nach einem dunklen Raum, so sieht man noch eine Weile ein helles Nachbild der Sonne oder der Fensterscheiben. Bewegt man eine glühende Kohle im dunklen Raume langsam im Kreise, so sieht man die leuchtende Masse in ihrer wahren Gestalt von Punkt zu Punkt der Kreisbahn fortrücken; dreht man rascher und rascher, so erreicht man eine Geschwindigkeit, bei welcher man einen kontinuierlichen feurigen Kreis erblickt, welcher da, wo die Kohle sich wirklich befindet, am hellsten ist, dahinter allmählich an Lichtintensität verliert; bei noch gröſserer Geschwindigkeit endlich erscheint der ganze Kreis gleichmäſsig hell; man erblickt die Kohle gleichzeitig an allen Punkten ihrer Kreisbahn, weil nun die Zeit ihres einmaligen Umlaufs der von jedem Bahnpunkte aus erregten Empfindungsdauer genau gleich ist.

Ferner beruhen auf der Nachdauer der Lichtempfindungen die überraschenden Bewegungsphänomene der sogenannten Wunderscheiben (Phänakistiskop, Plateau, stroboskopische Scheiben, Stampfer), deren aus der Physik bekanntes Prinzip auch praktisch zur Demonstration gewisser Bewegungen (Herzklappen, Gehörknöchelchen) Verwendung gefunden hat. Am bequemsten läſst sich die Nachdauer der Lichtempfindungen aber erweisen und messen mittels des Farbenkreisels, dessen Gebrauchsweise schon früher zur Sprache gekommen ist. Teilt man die Scheibe desselben in soviel Sektoren, als das Sonnenlicht bei seiner Zerlegung durch ein Prisma in verschiedenfarbige Strahlen gespalten wird, und trägt in die Sektoren die einzelnen Farben in der Ordnung, wie sie im Spektrum aufeinanderfolgen, und in richtigem Mengenverhältnis ein, so

[1] Vgl. Purkinje, *Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subjectiver Hinsicht.* Bd. I. p. 92, u. *Neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subjectiver Hinsicht.* Berlin 1825. — Plateau, *Annales de chim. et de phys.* 1834. T. LIII. p. 386, 1835. T. LVIII. p. 337; Poggendorffs *Annalen.* 1830. Bd. XX. p. 304 u. 543, 1834. Bd. XXXII. p. 543, 1835. Bd. XXXV. p. 457, 1836. Bd. XXXVIII. p. 626, 1849. Bd. LXXVIII. p. 563, 1850. Bd. LXXIX. p. 269, Bd. LXXX. p. 150 u. 287. — Fechner, ebenda. 1838. Bd. XLIV. p. 513, 1840. Bd. L. p. 193 u. 427. — Dove ebenda. Bd. LXXI. p. 97. — Seguin, *Cpt. rend.* 1851. T. XXXIII. p. 642, 1852. T. XXXIV. p. 767. T. XXXV. p. 476; *Annal. de chim. et de phys.* II. Sér. 1854. T. XLI. p. 413. — Bruecke, Poggendorffs *Annal.* 1851. Bd. LXXXIV. p. 418; *Denkschr. d. Wien. Akad. d. Wiss.* 1852. Bd. III. p. 95. — Aubert, Moleschotts *Unters. z. Naturl.* 1858. Bd. IV. p. 213, 1858. Bd. V. p. 280; *Physiol. d. Netzhaut.* p. 353 u. f.; *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. v. A. Graefe u. Th. Saemisch. Bd. II. p. 208 u. 518. — Helmholtz, *Physiol. Optik.* p. 336 u. 356. — E. Hering, *Wiener Stzber.* 1874. III. Abth. Bd. LXIX. p. 179 (p. 206).

rscheint die Scheibe bei einer gewissen Umdrehungsgeschwindigkeit leichmäſsig grau, d. h. weiſs in geringer Lichtstärke, und zwar iederum deshalb, weil die schnell aufeinander folgenden Einzelreize rer Erregungsnachdauer wegen nicht mehr in der Empfindung oneinander geschieden werden können, daher in jeder ihren Virkungen ausgesetzten Netzhautpartie eine gemeinsame Erregungs-hätigkeit entfalten und mithin auch den Empfindungseffekt hervor-ufen, welchen die vereinigten Spektralfarben stets von der Retina us produzieren. Bedeckt man die Scheibe hälftenweise mit Indig-lau und Chromgelb oder mit zwei andern Komplementärfarben, so ewinnt dieselbe bei rascher Umdrehung ebenfalls ein graues An-ehen. Und trägt man endlich auf eine schwarze Scheibe einen eiſsen Sektor auf, so erscheint dieselbe bei einer gewissen Um-rehungsgeschwindigkeit wiederum gleichmäſsig grau, um so dunkler rau je schmaler, um so heller je breiter der weiſse Sektor ab-emessen wurde.

Wie TALBOT und PLATEAU[1] gezeigt haben, ändert sich die Ielligkeit des einmal hergestellten Grau durch weitere Steigerung er Rotationsgeschwindigkeit nicht, sondern wird immer auch bei röſster Rotationsgeschwindigkeit lediglich durch das objektive Ver-ältnis der auf der rotierenden Scheibe verteilten Mengen von Schwarz nd Weiſs bestimmt. Man bezeichnet diese Erfahrung als den 'ALBOT-PLATEAUschen Satz und gibt derselben am besten nach IELMHOLTZ die folgende Fassung. Wenn eine Stelle der Netzhaut on periodisch veränderlichem und regelmäſsig in derselben Weise iederkehrendem Lichte getroffen wird, und die Dauer der Periode inreichend kurz ist, so entsteht ein kontinuierlicher Eindruck, elcher dem gleich ist, der entstehen würde, wenn das während iner jeden Periode eintreffende Licht gleichmäſsig über ie ganze Dauer der Periode verteilt würde. Ist also die ine Hälfte der Scheibe schwarz, die andre weiſs, oder alternieren uf ihr vier achtel schwarze Abschnitte mit vier achtel weiſsen, erscheint die Scheibe beide Male bei genügender Umdrehungs-eschwindigkeit in einem der halben Helligkeit ihres Weiſs quivalenten Grau.

Wie genau der TALBOT-PLATEAUsche Satz den wirklichen Sach-erhalt ausdrückt, ergibt sich am klarsten aus der von HELM-IOLTZ mitgeteilten Beobachtung, daſs, wenn ein Streifen desselben Veiſs, welches die Hälfte der Kreiselscheibe einnimmt, durch ein oppeltbrechendes Prisma in zwei Bilder von halber Helligkeit zer-egt wird, jedes der letzteren in dem gleichen Grau erscheint, mit velchem sich die Scheibe bei ihrer Drehung bedeckt. Einwendungen egen das in Rede stehende Prinzip sind überhaupt nur einmal von

[1] TALBOT, *Philosoph. Magaz.* Ser. III. 1834. Vol. V. p. 321. — PLATEAU, POGGEN-DORFFS *Annal.* 1835. Bd. XXXV. p. 458, u. *Bulletin de l'Acad. Roy. des sciences et des belles lettres de Bruxelles.* 1835. No. 2. p. 52, u. No. 3. p. 89.

A. FICK[1] erhoben worden, dürfen aber wohl durch die Kritik, welche sie von AUBERT[2] erfahren haben, für beseitigt angesehen werden.

Eine besondere Erwähnung verdient hier ein Apparat, welcher auf dem TALBOT-PLATEAUschen Satz basiert, von TALBOT zuerst beschrieben, sodann von AUBERT als Photometer benutzt und mit dem Namen des **Episkotisters** (Verdunklers) belegt worden ist.[3] Derselbe besteht aus zwei geschwärzten Metallscheiben, in deren jeder vier Oktanten ausgeschnitten sind. Legt man die beiden Scheiben mit ihren Mittelpunkten übereinander und dreht sie gegeneinander, so lassen sich ersichtlicherweise die leeren Oktanten der einen durch die gefüllten der andern in allen möglichen Verhältnissen verdecken. Aneinander festgeschraubt und in schnelle Rotation versetzt erscheinen sie wie graues Glas, dessen Lichthelle aus dem Verhältnis der weifsen Lichtmengen, welche die offenen ihrem Gradmafs nach bekannten Sektoren durchlassen, zu dem Schwarz, welches die übrigen festen Teile der Scheibenfläche liefern, jederzeit berechnet werden kann. Leuchtende hinter den rotierenden Scheiben des Episkotisters befindliche Objekte müssen demnach durch denselben hindurch betrachtet in gleichem Verhältnis an Leuchtkraft verlieren. Man vermag also mittels dieses zierlichen Apparats eine ganze Reihe abgestufter und ihrer absoluten Gröfse nach bekannter Lichtintensitäten herzustellen, mit andern unbekannten zu vergleichen und letztere dadurch photometrisch zu bestimmen.

Da jeder Lichteindruck ein Nachbild, wenn auch von noch so kurzer Dauer, erzeugt, so könnte es Verwunderung erregen, dafs wir diese Nachbilder nicht fortwährend beim Gebrauch unsrer Augen erblicken, dafs sie nicht störend in die Schärfe der objektiven Wahrnehmungen eingreifen. Allein es ist zu bedenken erstens, dafs die Dauer und Intensität des Nachbildes nur bei intensiven Lichtreizen und unermüdetem Sehnerv eine längere, merkliche ist, zweitens dafs die schwachen Nachbilder meist von den stärkeren objektiven Eindrücken der gewöhnlich nachfolgenden anderweitigen Reizungen übertönt werden. Sie wahrzunehmen bedarf es deshalb in jedem Falle einer gewissen Übung und einer wohlgeschulten Aufmerksamkeit, ohne welche beiden seelischen Hilfsmittel selbst das intensive durch direktes Anblicken der Sonne hervorgerufene Blendungsbild übersehen wird, deren Erwerb freilich anderseits auch ein dauerndes Bemerken sogar der schwächeren Nachbilder und hierdurch eine wirkliche Störung der objektiven Wahrnehmung herbeiführen kann. Eine wie kurze Dauer des Lichtreizes zur Erzeugung eines Nachbildes erforderlich ist, beweist der elektrische Funke, welcher trotz seiner momentanen Dauer nicht nur überhaupt eine Empfindung, sondern auch ein Nachbild zustande bringt.

Über den zeitlichen Ablauf der Nachempfindung und das Intensitätsverhältnis derselben zum primären Eindruck ist man nur in ungenügender Weise unterrichtet, und das Wenige, was darüber ermittelt worden ist, eher geeignet Fragen zu erwecken als zu beantworten. *A priori* läfst sich wohl vermuten, dafs die Lebhaftig-

[1] A. FICK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 739.
[2] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 351.
[3] Vgl. PLATEAU, POGGENDORFFs *Annal.* 1835. Bd. XXXV. p. 459. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 33.

keit und Dauer der Nachempfindung der Stärke des Lichtreizes direkt proportional sein möchte, thatsächlich stehen aber Wirkung und Ursache hier in keinem so einfachen Verhältnis zueinander. Vielmehr liegen sichere Beobachtungen vor, nach welchen sehr schwache Lichtreize mindestens eine viel länger anhaltende und eine relativ jedenfalls auch intensivere Nachempfindung produzieren als starke. Besonders einleuchtende Beweiskraft besitzt in dieser Richtung der von verschiedenen Seiten betonte Umstand, dafs zur Herstellung des gleichmäfsigen Grau, in welchem Scheiben mit schwarzen und weifsen Sektoren bei genügend schneller Rotation erscheinen, bei schwacher Beleuchtung eine viel geringere Rotationsgeschwindigkeit als bei starker erforderlich ist. So gibt eine Scheibe mit gleichbreiten schwarzen und weifsen Sektoren bei diffusem Tageslicht nach PLATEAU erst dann ein gleichförmiges Grau, wenn der Vorübergang jedes schwarzen Sektors $^1/_{124}$ Sek. beträgt, bei starker Lampenbeleuchtung dagegen nach HELMHOLTZ schon, wenn die schwarzen Sektoren jeder in $^1/_{43}$ Sekunde, beim Lichte des Vollmondes endlich, wenn jeder derselben nur in $^1/_{20}$ Sek. passiert, und ganz ähnliche Erfahrungen haben AUBERT, später auch EXNER mitgeteilt.[1] Das Verständnis dieser Thatsachen ist ungemein schwierig und wohl überhaupt erst möglich, wenn die Natur des Erregungsprozesses in der Retina unsrer Erkenntnis näher gerückt sein wird als bisher. Wir verzichten deshalb auch darauf, hier einen Versuch zu ihrer Erklärung zu machen und fügen dem gesagten nur noch hinzu, dafs die Nachdauer der Empfindung ganz analoge Wandlungen wie bei Herabsetzung der Beleuchtung erfährt, wenn man die Lichtreize nicht auf die *fovea centralis*, sondern auf mehr periphere Teile der Netzhaut einwirken läfst. Je seitlicher die Regionen sind, auf welche das Bild einer aus schwarzen und weifsen Sektoren zusammengesetzten Scheibe fällt, eine desto geringere Rotationsgeschwindigkeit darf derselben erteilt werden, um den diskontinuierlichen Reiz der vorüberbewegten schwarzen und weifsen Abschnitte in einen kontinuierlichen zu verwandeln. Substituiert man den weifsen Sektoren der Drehscheibe farbige, so findet sich, dafs auch für die Nachdauer eines bestimmten Farbeneindrucks kein konstanter Wert zu ermitteln ist. PLATEAU und VALENTIN haben gezeigt, dafs je gröfser die Helligkeit des farbigen Sektors ist, eine desto beträchtlichere Rotationsgeschwindigkeit hergestellt werden mufs, um der rotierenden Scheibe ein gleichförmiges Aussehen zu erteilen. Auch verhielten sich die verschiedenen Farben verschieden; da jedoch eine genaue Vergleichung ihrer Helligkeiten nicht vorgenommen worden ist, so läfst sich nicht sagen, wieviel von den beobachteten Differenzen auf Rechnung von Helligkeitsverschiedenheiten kommt. Jedenfalls liegt aber in dem

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 344. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 352. — S. EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 3. Abth. 1872. Bd. LXV. p. 59.

früher (s. o. p. 457) erwähnten Umstande, daſs die verschiedenen Spektralfarben in verschiedenen Zeitintervallen die ihnen eigentümlichen Empfindungen auslösen, ein deutlicher Hinweis darauf, daſs bei jeder Spektralfarbe auch die Nachdauer ihrer Wirkung ungleich groſs ausfallen dürfte.

Die Erscheinungen des Nachbildes beschränken sich nun aber keineswegs auf die einfache kurze Fortdauer des primären Eindrucks, von welcher bisher die Rede gewesen ist, sondern es reiht sich an das Ende dieser primären Nachempfindung noch eine komplizierte Folge wechselnder, teils im geschlossenen Auge, teils beim Hinzukommen andrer objektiver Lichteindrücke auftretender Erscheinungen an, welche nicht so einfach auf ein Fortbestehen des vom objektiven Licht erweckten Erregungszustandes des Sehnerven zurückzuführen sind. Es sind dies die Erscheinungen der subjektiven Nachbilder, deren mannigfache Formen sich durch ihre Farbe und durch die Art der Verteilung von hell und dunkel voneinander unterscheiden. In letzterer Beziehung trennt man die Nachbilder in positive und negative, wobei die von BRUECKE gewählten Bezeichnungen positiv und negativ gleiche Bedeutung wie in der Photographie haben; d. h. ein positives Nachbild ist ein solches, in welchem hell ist, was im angeschauten Objekt hell war, dunkel, was in diesem dunkel war, ein negatives dagegen ein solches, in welchem dunkel erscheint, was im Objekt hell war, und umgekehrt. In bezug auf die Färbung der Nachbilder ist vorauszuschicken, daſs man Nachbilder, welche in der Farbe des Objekts erscheinen, von solchen unterscheidet, welche (bei farbigen Objekten) in der komplementären Farbe des Objekts oder auch (bei weiſsen Objekten) in verschiedenen Farben erscheinen. Positive und negative, identisch und komplementär gefärbte Nachbilder entstehen unter bestimmten Bedingungen und reihen sich in der Regel in bestimmter Folge wechselnd an den erlöschenden primären Netzhauteindruck an.

Nach der Einwirkung eines intensiven farbigen Lichts auf die Netzhaut verlaufen die Erscheinungen im geschlossenen Auge nach BRUECKES sorgfältigen Beobachtungen folgendermaſsen. Zuerst und fast unmittelbar beim Erlöschen des primären Eindrucks entsteht ein meistens momentanes, positives, komplementär gefärbtes Nachbild; dann folgt eine Pause, dann das erste positive, identisch gefärbte Nachbild, dann ein negatives, komplementär gefärbtes, dann wieder ein positives, identisch gefärbtes, und so fort, bis endlich ein allmählich verschwindendes negatives, komplementäres Bild die Reihe schlieſst.

Betrachtet man also z. B. durch ein rein rotes Glas eine Lichtflamme längere Zeit und schlieſst dann das Auge, so erscheint zunächst nach dem Erlöschen des primären Eindrucks eine bläulich grüne Flamme auf dunklem Grunde, dann eine helle rote Flamme, dann eine bläulich grüne Flamme dunkel

auf hellem Grunde, dann wieder eine helle rote Flamme, und so in dem angegebenen Wechsel fort. Der Übergang vom positiven zum negativen Bild findet nach BRUECKE allemal so statt, daſs in ersterem die komplementäre Farbe vom Rande aus, wo sie einen Saum bildet, nach der Mitte des Bildes zu fortschreitet, während beim umgekehrten Übergang die primäre Farbe immer zuerst in der Mitte erscheint. Das am kürzesten dauernde und daher auch früher meist übersehene erste positive, komplementäre Nachbild ist zuerst von PURKINJE[1] beobachtet worden; derselbe gibt an, daſs man bei mäſsig raschem Drehen einer glühenden Kohle hinter derselben zunächst ein Stück der Bahn rot sehe (Fortdauer des primären Eindrucks), dann aber nach einem kurzen Zwischenraum ein helles grünes Bahnstück, offenbar also BRUECKES positives, komplementäres Nachbild. Nach HELMHOLTZ ist die Färbung dieses Nachbildes sehr weiſslich und erscheint nur durch den Kontrast gegen die primär gesehene Farbe und wegen des mangelnden Vergleichs mit andern Farben deutlich komplementär.

Für die Entwickelung eines positiven komplementären Nachbildes kommt wesentlich in Betracht die Qualität des primären Farbenreizes. Denn nur das intensiv rote Licht, nicht aber grünes, gelbes oder blaues ruft ein solches hervor (BRUECKE, AUBERT[2]). Ebenso tritt der von BRUECKE beschriebene regelmäſsige Wechsel zwischen positiven identischen und negativen komplementären Nachbildern nicht immer gleich deutlich hervor, sondern hängt samt der relativen Mächtigkeit und Dauer beider Bilder von gewissen Bedingungen ab. Ein positives Nachbild entsteht um so leichter, heller und anhaltender, je intensiver der primäre Eindruck, aber auch je kürzer derselbe ist. Ein Blick in die Sonne von etwa nur $^1/_3$ Sekunde Dauer erzeugt ein positives Nachbild, welches mehrere Minuten lang anhält, die fast momentane Dauer eines elektrischen Funkens genügt, ein deutliches positives Nachbild zu erzeugen. Haben wir ein positives Nachbild eines Gegenstandes, welcher in verschiedenen Partien verschiedene Helligkeit hat, durch kurze Anschauung erzeugt, so verschwinden in demselben die lichtschwächsten Teile zuerst, die lichtstärksten zuletzt. Die Deutlichkeit und Dauer der negativen Nachbilder wächst zwar auch mit der Intensität des primären Lichts, aber auch mit der Dauer seiner Einwirkung. Hat man einen hellen Gegenstand, z. B. eine rote Flamme, sehr kurze Zeit ($^1/_3$ Sekunde) betrachtet, so dauert im geschlossenen Auge das positive Nachbild längere Zeit und schwindet oft allmählich dahin, ohne in ein negatives überzugehen. Hat man ihn aber mehrere Sekunden lang betrachtet, so ist das positive Nachbild weniger hell und geht rasch vorüber, indem es einem deutlichen anhaltenden negativen Bilde weicht. Begünstigt wird das Auftreten und die Deutlichkeit des negativen Bildes durch jede Vermehrung der Helligkeit im Auge; es genügt z. B. das ge-

[1] PURKINJE, *Beiträge z. Physiol. d. Sinne.* Berlin 1852. Bd. II. p. 110.
[2] E. BRUECKE, POGGENDORFFS *Annal.* 1851. Bd. LXXXIV. p. 443. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 359, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. v. GRAEFE u. SAEMISCH etc. Bd. II. p. 562 u. 564.

schlossene Auge gegen eine helle Fläche zu richten, um durch die geringe Lichtmenge, welche die durchscheinenden Lider ins Auge hineinlassen, ein positives Nachbild in ein negatives zu verwandeln, während es durch Abschneidung dieses objektiven Lichts wieder in ein positives zurückgeführt werden kann, sobald der demselben zu Grunde liegende Erregungszustand noch die ausreichende Intensität besitzt. Es ist leicht zu konstatieren, dafs Bewegungen des Auges, der Lider, des Kopfes und selbst des Gesamtkörpers, ebenso auch Akkommodationsveränderungen die Nachbilder zum Verschwinden bringen, wobei jedoch eine scheinbar spontane Rückkehr derselben nach Beseitigung der Störungsursache keineswegs zu den ungewöhnlichen Vorkommnissen gehört; es fällt aber auch nicht gerade schwer die Angabe AUBERTS zu bestätigen, dafs alle jene den Verbleib der Nachbilder abkürzenden Momente nur dann Bedeutung erlangen, wenn sie mit einer willkürlichen oder unwillkürlichen Drucksteigerung im Auge verbunden sind. Ohne diese Nebenwirkung klingen die Nachbilder ungestört in den oben beschriebenen Phasen ab. Man ist daher auch nicht berechtigt, letztere, die von PLATEAU als sogenannte Oszillationen der Netzhauterregung bezeichnet worden sind, mit FECHNER und HELMHOLTZ auf Schwankungen äufserer Bedingungen, Wechsel der Beleuchtung oder des Drucks im Auge, zurückzuführen, sondern wird in ihnen zweifellos den Ausdruck sekundärer, in regelmäfsigem Wechsel ablaufender Erregungsmodifikationen sei es des empfindenden oder des empfindungsvermittelnden Apparats erblicken müssen.

Nach der Einwirkung gemischten und insbesondere weifsen Lichts auf die Retina gestalten sich die Erscheinungen folgendermafsen. Es kann bei weifsem Licht von komplementären Nachbildern nicht die Rede sein; das positive Nachbild desselben erscheint indessen nur bei schwachen Eindrücken wirklich farblos, bei intensiven Eindrücken dagegen zeigt es die besonders von FECHNER und BRUECKE studierten prachtvollen Phänomene des Abklingens der Farben, d. h. das positive Nachbild nimmt im geschlossenen Auge nacheinander verschiedene Farben an, bevor es dem dunkel auf hellem Grunde erscheinenden negativen Bilde Platz macht.

Betrachtet man ein von der Sonne beschienenes Stück weifses Papier auf schwarzem Grunde, oder die Sonne selbst, und schliefst dann die Augen vollständig gegen äufseres Licht ab, so erscheint nach FECHNER zunächst ein schnell vorübergehendes weifses Nachbild; darauf folgt als zweite Phase ein lichtblaues Bild mit violettem oder lilafarbenem Randschein, als dritte Phase ein lichtgrünes mit rotgelbem Saume, hierauf zuweilen ein rotgelbes Bild, meist jedoch unmittelbar als vierte Phase, nachdem vorher um das grüne Bild ein dunkelroter Ring mit blauem Saume entstanden ist, ein dunkelrotes Bild, an welchem der blaue Saum (oft noch mit grünlichem Randschein) fortbesteht; als letzte Phase folgt ein dunkelblaues (oder blaugrünes) Nachbild. Nach BRUECKE ist die Reihe des Farbenwechsels im positiven Nachbild: hellgrün oder hellblau (mit rotem oder orangefarbenem Saume), blau, violett, und zuletzt tiefrot. Nach dem Verschwinden des Rot erscheint ein schwarzes

negatives Bild auf hellem Grunde. Betrachtet man durch ein Fenster anhaltend den hellen blauen Himmel, so erscheint bei Schlufs der Augen ein schön blaues Nachbild der Fensterscheiben, gegen welche das Fensterkreuz sich dunkel abzeichnet, das Blau geht in Violett und Rot über, dann kommt das negative Bild, helles Fensterkreuz auf dunklem Grunde, zum Vorschein. Ähnlich wie die Nachbilder intensiven weifsen Lichts verhalten sich in bezug auf Farbenwechsel die Nachbilder des elektrischen Funkens, welche nach AUBERTS Untersuchungen anfangs positiv sind, dann negativ werden, dabei aber fortwährend die Farbe verändern und zwar in derselben Reihenfolge wie das Nachbild der Sonne.

Von besonderem Interesse ist, dafs nach FECHNER ein analoges Abklingen der Farben schon während der Einwirkung eines intensiv weifs leuchtenden Objekts merklich wird. Betrachtet man ein von der Sonne beschienenes Stück weifses Papier auf dunklem Grunde, so überzieht sich dasselbe mit einem dunklen Schleier, welcher durch verschiedene Farben abklingt, erst gelb, dann blaugrau oder blau, endlich rotviolett oder rot erscheint; nur der Rand bleibt hell. Dafs auch die Empfindung der Farbe schon während der andauernden Betrachtung farbiger Objekte qualitative Veränderungen erleidet, haben wir im vorhergehenden Paragraphen erwähnt.

Wir haben bisher besonders die Erscheinungen der Nachbilder betrachtet, wie sie sich bei geschlossenem Auge, also bei Abhaltung der objektiven Lichteinwirkung gestalten; allein es treten solche auch bei geöffnetem Auge hervor, wenn wir dasselbe nach Betrachtung des Objekts, von welchem ein Nachbild entstehen soll, auf einen schwarzen Grund, aber auch, wenn wir es auf einen weifsen oder farbigen Grund richten, so dafs weifses oder farbiges Licht auf dieselben Netzhautstellen, welche die subjektiven Nachbilder erzeugen, fällt. Ist im geschlossenen Auge ein Nachbild vorhanden, so besteht es beim Öffnen des Auges fort, unverändert oder verändert, je nach der Phase, welche es im geschlossenen Auge hatte, und der Menge und Qualität des objektiven Lichts, des nach HELMHOLTZ sogenannten reagierenden Lichts, welches wir zulassen. Betrachten wir eine blaue Oblate auf weifsem Papier anhaltend und wenden sodann die Augen etwas seitwärts auf den weifsen Grund, so sehen wir auf demselben ein deutliches gelbes Nachbild, bei Anwendung einer roten Oblate ein grünes, und so immer das komplementär gefärbte. Mit gröfster Sorgfalt hat FECHNER die Verschiedenheit der Erscheinungen je nach der Beschaffenheit des Grundes, auf welchem das Objekt angeschaut wird, und des Grundes, auf welchen wir das Nachbild projizieren, studiert. Nur folgendes Beispiel. Betrachtet man ein grünes Objekt auf weifem Grunde, so erscheint dessen Nachbild auf weifsem Grunde rot, heller als der Grund (also negativ), auf schwarzem Grunde ebenso, nur dunkler als im ersten Falle, auf grünem Grunde weifslich, ebenfalls heller als der Grund, auf rotem Grunde rot, aber ebenfalls heller als der

Grund. Hat man das Objekt dagegen auf schwarzem Grunde betrachtet, so kehren sich die Erscheinungen insofern um, als das Nachbild des Objekts immer dunkler als der Grund erscheint, demnach unter allen Verhältnissen negativ ist. Hat man das Objekt auf farbigem Grunde betrachtet, so erscheint im Nachbild sowohl das Objekt als der Grund in der Komplementärfarbe, ein rotes Objekt auf grünem Grunde gibt z. B. im Nachbild auf weifsem Grunde das Objekt grün, den Grund rot. Die Erscheinung eines negativen, komplementär gefärbten Nachbildes bei geöffnetem Auge auf weifsem Grunde ist erst von Bruecke in das richtige Licht gesetzt worden, indem derselbe gezeigt hat, wie sich die positiven und negativen Nachbilder, welche im geschlossenen Auge entstehen, bei Öffnung des Auges, also bei Zutritt von gemischtem Licht, verändern. Ist nach Anschauung eines farbigen Objekts im geschlossenen Auge das negative komplementär gefärbte Bild eingetreten, und man öffnet das Auge, so wird das Nachbild deutlicher negativ, d. h. die vorher hellen Partien werden noch heller. Öffnet man dagegen das Auge, wenn das positive Nachbild besteht, so verwandelt sich dasselbe in ein negatives, welches zu dem positiven im geschlossenen Auge komplementär gefärbt ist. Bei farbigen Objekten ist die Farbe des negativ gewordenen Nachbildes selbstverständlich auch komplementär zu der des Objekts, da ja das positive Nachbild im geschlossenen Auge, wie wir gesehen haben, identisch mit dem Objekt gefärbt ist. Die Erscheinungen bei weifsen Objekten beweisen jedoch, dafs die Farbe, welche das positive Bild bei seiner durch Projektion auf weifsem Grunde bedingten Metamorphose in ein negatives annimmt, lediglich von der Farbe des positiven Nachbildes, nicht der des Objekts abhängt. Hat man direkt in die Sonne gesehen und öffnet das Auge, wenn das positive Nachbild in der blauen Phase des Farbenabklingens sich befindet, so erscheint auf dem weifsen Grunde ein gelbes negatives Bild, öffnet man es während der grünen Phase, so ist das negative Bild rot.

In betreff der allgemeinen Verhältnisse der Nachbilder bemerken wir noch, dafs die Augen verschiedener Personen sich sehr verschieden empfänglich für die Wahrnehmung derselben zeigen, dafs, wo nicht eine krankhafte Empfindlichkeit der Retina ihr Hervortreten begünstigt, meist erst eine Übung der Aufmerksamkeit erforderlich ist, ehe sie mit Leichtigkeit erkannt werden, dafs aber, wo diese Übung einen gewissen Grad erreicht hat, ihre Erscheinung sich oft bis zum Lästigwerden in die direkten Wahrnehmungen einmischt. Die Nachbilder folgen jeder Bewegung des Auges und Kopfes; sie decken im Sehfeld stets dasjenige Objekt, welches an derselben Stelle der Netzhaut, auf der sie entstanden, sich abbildet; haben wir sie durch direkte Fixation eines Objekts erzeugt, so bleiben sie bei allen Richtungen des Auges im Fixationspunkt

ind sie auf seitlichen Teilen der Netzhaut entstanden, so versucht
ıan oft unwillkürlich und unbewufst, durch Drehung des Auges
ıch ihrer Seite sie in die Gesichtslinie zu bringen, wobei sie selbst-
erständlich in gleichem Sinne fortrücken, in eine scheinbare Be-
egung geraten. Hat man bei aufrechter Haltung des Kopfes das
achbild einer hellen vertikalen Linie erzeugt und neigt den Kopf,
› neigt sich das Nachbild in gleichem Mafse mit, so weit nicht
lbständige Augendrehungen seine Stellung ändern; die Nachbilder
nd daher ein treffliches Mittel, die sogenannten Raddrehungen des
uges zu kontrollieren. Sind die Nachbilder durch unverändertes
ixieren eines Objekts erzeugt, so sind sie scharf und geben scharf
ie Einzelheiten des Objekts wieder: bei mangelhafter Akkommo-
ation oder Schwankungen des Blicks oder auch infolge unregel-
ıäfsiger Lichtzerstreuung im Auge erscheinen sie mit verwaschenen
ändern.

Fragen wir nun nach einer Erklärung der beschriebenen Phä-
omene, so ist leider einzuräumen, dafs wir über eine vollkommen
efriedigende nicht verfügen, sondern in dieser Beziehung lediglich
uf eine Reihe von Hypothesen hinweisen können, zwischen welchen
ie Entscheidung noch in manchen Punkten schwankt. Die älteste
on Plateau aufgestellte ist kurz folgende. Die gesamte Reihe
er Nachbildererscheinungen ist der Ausdruck des *Übergangs
er Netzhaut aus dem vom direkten Eindruck hervor-
erufenen Erregungszustand in den Zustand der Ruhe*;
während dieser Periode findet nicht eine stetige Abnahme des Er-
egungszustandes statt, sondern die Netzhaut nimmt einen „*oszilla-
orischen*" Zustand an, indem zwei *entgegengesetzte Phasen*
ı kleinen Zeiträumen miteinander abwechseln, welche Plateau in
anz anderm Sinne als Bruecke als die *positive* und *negative*
hase bezeichnet. Ein Nachbild von derselben Farbe wie das Ob-
ekt bildet nach ihm die positive Phase, ein Nachbild von der Kom-
lementärfarbe die negative Phase; die letztere beruht nach ihm auf
inem *entgegengesetzten* Zustande, welchen die Netzhaut nach
em Aufhören des unmittelbaren Eindrucks oder der positiven
hase freiwillig annimmt. Diesen Gegensatz glaubt Plateau da-
urch zu beweisen, dafs die „zufälligen" komplementären Eindrücke
ie entsprechenden direkten zerstören, d. h. dafs das grüne Nach-
ild eines roten Objekts, auf rotem Grunde betrachtet, als schwärz-
icher Fleck erscheine, indem das zufällige Grün das direkte Rot
erstöre, zweitens dadurch, dafs, wo zwei wirkliche Farben bei ihrer
erbindung Weifs geben, die zufälligen Farben Schwarz hervor-
ringen. Lege man nämlich auf schwarzen Grund ein Rechteck
nit einer roten und einer grünen Hälfte, und betrachte abwechselnd
ie eine und die andre, so erscheine im geschlossenen Auge ein
chwarzes Nachbild, indem die sich deckenden zufälligen Farben
rün oder Rot des Nachbildes sich zu Schwarz kombinierten. Die

Oszillationen der Netzhaut zwischen positiver und negativer Phase, also die oben beschriebene Abwechselung zwischen identisch und komplementär gefärbten Nachbildern, stellt PLATEAU durch eine auf die Zeit als Abscissenachse bezogene Kurve dar, deren positive und negative Ordinaten den Intensitäten des Eindrucks in jedem Moment entsprechen. Das erste positive Stück der Kurve bis zu dem Punkte, wo sie die Abscisse schneidet, wo also das erste negative Bild eintritt, macht nach PLATEAU das aus, was man Dauer des Gesichtseindrucks genannt hat; jedenfalls müfste aber in diesem Abschnitt das von PLATEAU offenbar übersehene positive komplementäre Bild in BRUECKES Sinne enthalten sein. Dafs PLATEAU in die gleiche theoretische Anschauung auch die Erscheinungen der Irradiation und der Kontrastfarben, erstere jedenfalls mit Unrecht, hereinzuziehen, dieselben als Folgen einer oszillatorischen räumlichen Ausbreitung der Netzhauterregung mit positiven und negativen Phasen darzustellen gesucht hat, ist bereits erwähnt worden. Das Wesen der FECHNERschen Theorie in ihrer weiteren Ausbildung, namentlich durch HELMHOLTZ, ist folgendes. Die positiven Nachbilder sind der Ausdruck der Fortdauer des Netzhauterregungszustandes, welcher vom primären Eindruck hervorgerufen wurde; die negativen sind die Folgen einer veränderten Erregbarkeit der Netzhaut gegen Reize, und diese veränderte Erregbarkeit beruht auf einer durch den primären Eindruck erzeugten Ermüdung des Sehnervenapparats. Wie sich positive komplementäre Nachbilder aus einer Fortdauer des ursprünglichen Reizzustandes erklären sollen, ist nicht ganz leicht zu verstehen und die Schwierigkeit ihrer Deutung auch von BRUECKE als Einwand gegen die Richtigkeit der FECHNERschen Theorie verwandt worden. Bedenkt man indessen, dafs kein Farbenreiz nur die ihm speziell angepafsten Endapparate, sondern immer auch eine Anzahl andrer, wenn schon in geringerem Grade erregt, so liegt die Möglichkeit vor, das positive komplementäre Nachbild auf die längere Nachdauer der Erregung in den schwächer gereizten Endapparaten zu beziehen, da schwache Reizungen, wie wir gesehen haben (s. o. p. 499) in gewissen Fällen eine gröfsere Nachdauer besitzen als starke. Von diesem Gedanken ausgehend hat denn auch EXNER[1] das blaugrüne Nachbild, welches einer intensiven Erregung durch rotes Licht folgt, aus dem Nachklingen der Erregung abgeleitet, welches in den schwach mitgereizten für violettes (blaues) und grünes Licht abgestimmten Endapparaten noch besteht, während die intensiv gereizten die rote Empfindung vermittelnden Endapparate schon längst zur Ruhe gekommen sind. Was die Erscheinungen des Farbenabklingens in den positiven Nachbildern weifser

[1] S. EXNER, PFLUEGERS *Archiv*. 1870. Bd. III. p. 214. u. *Wiener Stzber*. Math.-natw. Cl. 3. Abth. 1872. Bd. LXV. p. 59.

bjekte betrifft, so läſst HELMHOLTZ dieselben ebenfalls, und zwar, ie KUNKELS oben (p. 457) citierte Versuche bewiesen haben, mit utem Grunde, auf einer ungleichen Nachdauer der Reizwirkungen eruhen, welche die verschiedenen Farbenkomponenten des weiſsen onnenlichts auslösen, im Sinne der YOUNGschen Hypothese also arauf, daſs die Reizungszustände, in welche die drei verschiedenen rten von Nervenenden gleichzeitig durch weiſses Licht versetzt orden sind, nicht in allen nach dem Aufhören der objektiven Einirkung gleichmäſsig abnehmen und gleichzeitig erlöschen. Dememäſs deutet HELMHOLTZ die Phasen des Abklingens in der von m beobachteten Reihenfolge durch die Annahme, daſs die Ergung der rotempfindenden Elemente im Anfang am raschesten, ann aber am langsamsten abnimmt, sich also am längsten erhält, agegen die der grün empfindenden anfangs am langsamsten, später ber am schnellsten abnimmt, folglich am frühesten verschwindet, ährend die Erregung der violettempfindenden in beiden Beziehungen ie Mitte hält. Gewisse Komplikationen der Erscheinungen entehen daraus, daſs die drei verschiedenen percipierenden Elemente uch in ungleichem Grade mit der Dauer einer sie gleichzeitig eregenden Einwirkung weiſsen Lichts ermüden. Diese Ermüdung acht sich geltend bei den späteren Phasen des Nachbildes weiſser bjekte im geschlossenen Auge, wenn dasselbe sich den negativen hasen nähert; sie tritt besonders hervor bei den Farbenerscheinungen, elche schon während der anhaltenden Fixation weiſser Objekte nach ECHNER auftreten und bereits von FECHNER auf das zeitliche Ausinanderfallen gleicher Ermüdungsgrade für die im Weiſs enthaltenen arben zurückgeführt sind. Es hängt, wie hieraus hervorgeht, ie Erklärung der Erscheinungen des Abklingens, soweit sie on der Ermüdung beeinfluſst werden, auf das genaueste mit er Erklärung der negativen Nachbilder zusammen. Die oben eschriebenen andersfarbigen Säume, welche nach Betrachtung der onne das farbige Nachbild in seinen verschiedenen Phasen umgeben, ühren von einer verschiedenen Geschwindigkeit des Ablaufs der hasenreihe in den zentralen und den peripherischen Teilen des achbildes, und diese wiederum von einer ungleichen Intensität der rimären Bestrahlung der Netzhaut am Rand und in der Mitte der om Sonnenbild eingenommenen Partie her. Die mangelhafte kkommodation, die infolge der Blendung eintretenden Schwankungen es Blicks und endlich die durch Unregelmäſsigkeiten der Brechung edingte Ausbreitung diffusen Lichts in der Umgebung des eigentchen Sonnenbildes sind die Ursachen dieser Ungleichheit. Da nun ie Phasen um so langsamer verlaufen, je intensiver der primäre Eindruck war, so müssen die Randpartien des Sonnenbildes notwendig en zentralen vorauseilen; auſserdem bedingt auch die geringere Ermüdung der Netzhaut in den dem Rand entsprechenden Partien nderungen in der Reihenfolge der Farben.

Die negativen Nachbilder sind nach der FECHNERschen Theorie alle Folgeerscheinungen einer Netzhautermüdung. Betrachten wir zunächst anhaltend ein weifses Objekt auf dunklem Grunde, so werden die von dem weifsen Licht betroffenen Netzhautpartien allmählich unempfindlicher gegen den auf sie einwirkenden Lichtreiz, während die nicht bestrahlten der Umgebung durchaus keine Herabsetzung ihres ursprünglichen Empfindlichkeitsgrades erfahren; wenden wir den Blick dann auf eine gleichmäfsig helle Fläche, so werden die ermüdeten Partien der Netzhaut weniger erregt als die unermüdeten, folglich erscheint die Fläche genau in der dem hellen Objekt entsprechenden Form und Ausdehnung dunkler, als der übrige Teil, d. i. das negative Nachbild. Haben wir ein Stück schwarzes Papier auf grauem Grunde betrachtet und entfernen dann plötzlich dasselbe, so erscheint ein helles, also wiederum negatives, Nachbild desselben, d. h. der vorher vom schwarzen Papier bedeckte Teil des grauen Grundes erscheint heller als der übrige Teil, weil ersterer eine nicht ermüdete Netzhautstelle trifft, letzterer aber während seiner Einwirkung die Netzhaut allmählich ermüdet hat. Dafs die negativen Bilder mit der Intensität und Dauer der primären Erregung deutlicher und anhaltender werden, folgt notwendig aus der mit diesen Momenten an Stärke und Dauer wachsenden Ermüdung der Netzhaut. Ebenso ist leicht zu erklären, warum ein im geschlossenen Auge vorhandenes positives Nachbild beim Öffnen des Auges sich in ein negatives verwandelt, dessen Deutlichkeit bis zu gewissen Grenzen mit der Helligkeit des einfallenden Lichts wächst. Es summiert sich allerdings an der dem Nachbild entsprechenden Netzhautstelle die noch fortbestehende primäre Reizung zu der durch das neueinfallende Licht bewirkten, letztere ist aber durch die Ermüdung soweit verringert, dafs die Summe doch kleiner ausfällt, als die Reizung der unermüdeten Netzhautpartien in der Umgebung des Nachbildes. Ist das positive Nachbild sehr hell, das einfallende Licht dagegen sehr schwach, so bleibt das Nachbild positiv, weil die grofse Helligkeit des Nachbildes den relativ geringen Ermüdungsverlust in diesem Falle kompensiert. Um auch die Entstehung der negativen Nachbilder im geschlossenen, vollständig gegen den Zutritt objektiven Lichts abgesperrten Auge dieser Ermüdungstheorie unterzuordnen, hat FECHNER folgende weitere Thatsachen und Annahmen zu Hilfe genommen. Die Netzhaut befindet sich auch im geschlossenen Auge niemals in vollkommenem Ruhezustand, sondern infolge der Einwirkung innerer Reize auf den Sehnervenapparat stes in einem gewissen Grade von Erregung, deren Effekt sich als feiner formloser „Lichtstaub“ oder „Lichtdunst“ oder „Lichtchaos“ im dunklen Sehfeld zu erkennen gibt. Die Intensität dieses „Eigenlichts“ (HELMHOLTZ) der Netzhaut ist bei verschiedenen Personen sehr verschieden, kann bei krankhafter Reizbarkeit der Augen sehr beträchtlich werden: bei manchen er-

der Lichtstaub gleichförmig über das Sehfeld ausgegossen, bei
zu unregelmäfsigen, moosartigen Figuren gruppiert, welche
jede Bewegung der Augen oder Augenlider, ja rhythmisch
n Atemzügen, Form und Intensität verändern. Dieses Eigen-
ler Netzhaut spielt nach FECHNER bei der Erzeugung der
en Nachbilder im geschlossenen Auge genau dieselbe Rolle
objektive Licht bei geöffnetem Auge; die negativen Nach-
im geschlossenen Auge beruhen auf einer vermin-
n Reaktion der durch den primären Eindruck (und
Fortdauer im positiven Nachbild) ermüdeten Netzhaut-
n gegen den inneren Reiz, welcher das Eigenlicht
gt, so dafs sie letzteres in geringerer Helligkeit zeigen als
ht ermüdeten Stellen in der Umgebung des Nachbildes. Dafs
That das Eigenlicht durch irgend eine nicht näher zu be-
nde innere reizende Einwirkung, sei es auf die peripherischen
ntralen Enden des Opticus, entsteht, ist ebensowenig zu be-
n, als dafs eine durch objektives Licht ermüdete Netzhaut-
ich gegen diesen subjektiven Reiz ebenso unempfindlicher
mufs, wie gegen den objektiven Lichtreiz. Die Umwandlung
rklingenden positiven Nachbildes in ein negatives im ge-
enen Auge wird demnach eintreten, sobald die Summe der
keit des positiven Nachbildes und der durch Ermüdung ver-
en Helligkeit des Eigenlichts kleiner ist als die Helligkeit
genlichts in der unermüdeten Netzhaut. Tritt durch irgend
Umstände eine Verminderung des Eigenlichts überhaupt
kann bei noch fortbestehender Reizung durch den primären
ck wieder ein positives Nachbild an die Stelle des negativen

HELMHOLTZ[1] führt als Beweis, dafs Reizung der Netzhaut durch Licht
auch für andre Reize, z. B. den elektrischen Strom, ermüdet, an, dafs
atives Nachbild im Auge durch einen im Sehnervenstamme aufsteigend
len Strom (vgl. o. p. 475) verstärkt, ein gerade im Übergang von der
n zur negativen Phase begriffenes Nachbild durch den absteigend
len in der positiven Phase erhalten, durch den umgekehrten Strom
gemacht werde.

Endlich ist nach FECHNERS Theorie noch das Auftreten der
lementärfarbe an den negativen Nachbildern farbiger Objekte
olcher, welche aus den farbigen positiven Nachbildern weifser
e bei Zutritt von weifsem Licht entstehen, auf Ermüdung
zuführen. Haben wir ein farbiges, z. B. rotes, Objekt an-
d betrachtet, so ist die Netzhaut an den betreffenden Stellen
e Einwirkung des roten Lichts ermüdet, so dafs, wenn sie
eifsem Licht getroffen wird, sie für die darin enthaltenen
Strahlen unempfindlich, für die komplementären dagegen voll-

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 364.

kommen empfindlich ist, letztere daher allein empfindet. In YOUNGS Hypothese übersetzt lautet diese Erklärung folgendermafsen. Das rote Licht des Objekts hat die rotempfindenden Nervenelemente stark erregt und daher stark ermüdet, die grünempfindenden dagegen wenig und noch weniger die violettempfindenden; trifft weifses Licht die Netzhaut in diesem Zustand, so erregt es wenig oder nicht die ermüdeten rotempfindenden, stark dagegen die grün- und violettempfindenden, löst daher statt der Empfindung von Weifs diejenige von Blaugrün aus und führt somit zu dem Resultat, dafs wir ein negatives blaugrünes Nachbild eines roten Objektes auf weifsem Grunde erblicken. Entsprechend erklären sich die Farben, welche das Nachbild eines farbigen Objekts annimmt, wenn wir es, statt auf weifsem, auf farbigem Grund betrachten. Ist der Grund komplementär zum Objekt gefärbt, z. B. rot bei einem blaugrünen Objekt, so erscheint er an der Stelle, welche das Nachbild einnimmt, viel gesättigter als in der Umgebung, weil die roten Strahlen die für ihre Einwirkung ausgeruhten Netzhautstellen stärker erregen, als diejenigen, welche schon während der Betrachtung des Objekts vom roten Grunde erregt, also für Rot ermüdet waren. Ist der Grund farbig, aber nicht komplementär zu dem Objekt, dessen Nachbild wir darauf projizieren, so verschwinden an der von diesem eingenommenen Stelle stets aus der Farbe des Grundes diejenigen Komponenten, welche in der Farbe des Objekts überwiegen, für welche also die Netzhaut ermüdet ist. Das Nachbild eines grünen Objekts erscheint auf einem gelben Grunde rotgelb, das Gelb kann betrachtet werden als zusammengesetzt aus Rot und Grün; da das grüne Objekt die grünempfindenden Fasern mehr ermüdet hat als die rotempfindenden, so wird sich die gelbe Farbe des Grundes mehr dem Rot nähern müssen u. s. f. Um auch die komplementäre Färbung der negativen Nachbilder im geschlossenen Auge von diesem Prinzip aus erklären zu können, müssen wir annehmen, dafs infolge der Ermüdung eine ganz analoge Zerlegung des Eigenlichts der Netzhaut wie des objektiven Lichts in empfundene und nicht empfundene Bestandteile stattfindet, dafs also das negative Nachbild eines roten Objekts noch im geschlossenen Auge darum blaugrün wird, weil die unbekannten, inneren Reize die ermüdeten rotempfindenden nervösen Apparate nicht oder nur schwach, stark dagegen die unermüdeten grün- und violettempfindenden erregen.

Aus dem gesagten geht unmittelbar hervor, welch eine grofse Zahl hierher gehöriger komplizierter Erscheinungen durch die FECHNERsche Theorie unter einem einheitlichen Erklärungsprinzipe zusammengefafst wird. Zugleich erkennt man aber auch, dafs sie das sicher vorhandene und nicht blofs zufällige Alternieren positiver und negativer Nachbilder, die Oszillationen PLATEAUS, ganz unberücksichtigt läfst und daher die gerade auf letztere gestützte Theorie PLATEAUS keineswegs überflüssig macht. Eine zweite Grenze der

FECHNERschen Theorie bildeten ferner von jeher die an Nachbildern beobachteten Kontrasterscheinungen, welche den früher besprochenen, bei der gleichzeitigen (simultanen) Betrachtung zweier qualitativ verschiedenen Lichtobjekte hervortretenden, den simultanen Kontrasterscheinungen, wie man sie genauer bezeichnet hat, als successive zur Seite gestellt zu werden pflegen. Den klarsten Einblick in die Natur der hier in Frage kommenden Vorgänge gewinnt man, wenn man sich einen der von E. HERING[1] beschriebenen und analysierten Kardinalversuche vergegenwärtigt. Man bedeckt eine weiſse Papierfläche mit zwei tief schwarzen Kartonbogen der Art, daſs zwischen den letzteren ein schmaler weiſser Streifen frei bleibt, und fixiert denselben so lange, bis eine deutliche Abnahme seiner ursprünglichen Helligkeit merkbar wird. Zieht man dann die schwarzen Bogen schnell fort und entblöſst dadurch den weiſsen Grund, so erscheint der früher allein sichtbar gewesene Teil desselben, der immer noch fixierte Streifen, mit einem Male dunkelgrau. Die erste Helligkeitsabnahme läſst sich nach FECHNERS Theorie als eine Ermüdungserscheinung verstehen, die zweite bleibt dagegen nach ihr völlig unbegreiflich. Man ist deshalb genötigt, sich nach einem neuen Erklärungsprinzipe umzuschauen und begegnet hierbei wiederum denselben beiden gegensätzlichen Anschauungen von HELMHOLTZ und E. HERING, welche wir schon bei der Erörterung der simultanen Kontrasterscheinungen im Streite fanden (s. o. p. 487). Während nach HELMHOLTZ die plötzliche Verdunkelung des weiſsen Streifens bei Aufdeckung des weiſsen Grundes auf eine Urteilstäuschung, also auf einen rein psychischen Akt zurückzuführen wäre, wobei wir die Empfindung, welche von der zuerst erregten und darum ermüdeten Netzhautpartie ausgelöst wird, ihrer Gröſse nach jedesmal unterschätzen, wenn wir sie unbewuſst mit der von unermüdeten Netzhautregionen aus vermittelten weiſsen Empfindung vergleichen, glaubt HERING die fragliche Thatsache auf eine objektiv vorhandene Modifikation des Erregungsvorgangs selbst beziehen zu müssen. Wir erinnern daran (s. o. p. 470), daſs HERING in naher Verwandtschaft mit PLATEAU die Annahme antagonistischer Erregungsmodifikationen innerhalb der Sehsinnsubstanz für notwendig erachtet, welche sich bei gleicher Intensität gegenseitig vernichten, von denen jede aber die andre mit bedingt. Das weiſse Licht des fixierten Streifens ruft demnach nicht nur den dissimilierenden Erregungsvorgang HERINGS hervor, welcher die Empfindung Weiſs setzt, sondern gleichzeitig und zwar in immer wachsendem Grade auch den assimilierenden, welcher die Empfindung Schwarz auslöst, daher die erste Helligkeitsabnahme des fixierten weiſsen Streifens. Weiterhin schlieſst sich HERING aber auch noch der Anschauung PLATEAUS an, daſs lokal begrenzte Erregungen einer

[1] E. HERING, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 3. Abth. 1874. Bd. LXIX. p. 207.

bestimmten Netzhautstelle stets auch die Nachbarregionen in Mitleidenschaft ziehen und daselbst anfänglich wenigstens ausschliefslich den ihnen antagonistischen Erregungsprozefs wachrufen. Ist deshalb nach längerer Fixierung des weifsen Streifens eine Abnahme des dissimilierenden Erregungsvorgangs, die *D.*-Ermüdung Herings, eingetreten, der assimilierende Erregungsvorgang dagegen in gewissem Verhältnis angewachsen, so wird die Auslösung eines neuen dissimilierenden Prozesses in der Nachbarschaft des Streifenbildes auf der Retina, wie ihn die plötzliche Entfernung des schwarzen Kartonbogens in Herings Versuch notwendig mit sich bringt, den schon in merklichem Grade vorhandenen assimilierenden Prozefs in der Region des Streifenbildes selbst steigern und somit die Empfindung einer verstärkten Verdunkelung des letzteren herbeiführen müssen. Welche von den beiden hier in ihren Grundzügen entwickelten Anschauungen, ob diejenige von Helmholtz oder diejenige von Hering, den Vorzug verdient, wagen wir nicht zu entscheiden, bemerken jedoch ausdrücklich, dafs einen wesentlichen Grund, welcher uns davon zurückhält der Auffassung Herings unbedingt beizupflichten, der allzu hypothetische Charakter der von ihm vorausgesetzten antagonistischen Erregungsmodifikationen bildet (s. o. p. 470).

§ 125.

Die Intensität der Lichtempfindungen. Wie alle übrigen Sinnesnerven ist auch der Sehnerv eines umfänglichen Intensitätswechsels seines Erregungszustandes fähig; die zu den verschiedenen Erregungsgraden gehörigen Empfindungen fafst die Seele als Helligkeitsverschiedenheiten der die erregenden Ätherwellen entsendenden Objekte auf. Wir können demnach mit demselben Rechte, mit welchem wir das Vermögen unsers Sehorgans, qualitative Empfindungsunterschiede in Form von Farbenempfindungen zum Bewufstsein zu bringen, als Farbensinn bezeichnet haben, dasjenige, quantitative Empfindungsunterschiede in Form von verschiedenartigen Helligkeitsempfindungen wahrnehmbar zu machen, als Helligkeitssinn definieren. Zu vermeiden scheint uns dagegen, die hierher gehörigen Erscheinungen mit Aubert unter dem Namen des Lichtsinns zusammenzufassen, weil sprachlich zwischen Farbe und Licht kein begrifflicher Gegensatz existiert, sondern Farbe immer nur eine besondere Art von Licht bedeutet. Überschreitet die Intensität des auf die Retina einwirkenden Lichts ein gewisses, individuell und mit dem Erregbarkeitsgrad des Aufnahmeorgans schwankendes Maximum, so erhält die Empfindung den unangenehmen Charakter, welchen wir mit dem Namen Blendungsgefühl oder Blendungsschmerz bezeichnen.

Das Hauptziel, welches die physiologische Prüfung des Helligkeitssinns verfolgt, ist die Erledigung der Frage, in welchem Verhältnis die Intensität der Empfindung zur Intensität des Reizes steht, eine Frage, der wir bereits öfters in den übrigen Sinnesgebieten begegnet sind. Die Schwierigkeit des hier wiederkehrenden Problems liegt, wie ebenfalls schon hervorgehoben worden ist, vornehmlich darin, dafs Reiz und Empfindung ebenso wie Reiz und Muskelzuckung keine unmittelbare Beziehung zueinander haben, weil die lebendige Kraft des Reizes erst in eine besondere Bewegungsform, in Bewegung von Nervenmolekülen, umgesetzt werden mufs, und letztere erst die psychische oder motorische Aktion auslöst. Der Effekt des Reizes hängt also nicht allein von seiner absoluten Gröfse, sondern wesentlich auch von dem Zustand einer Substanz ab, für deren leichte Veränderlichkeit die allgemeine Nervenphysiologie zahlreiche Beispiele bietet. Erinnern wir uns von dorther nur der Thatsache, dafs die Minimalgröfse der elektrischen Stromesschwankung, welche eben gerade zur Erregung des motorischen Nerven hinreicht, mit dem Erregungszustande des letzteren wechselt, so werden wir ein ähnliches Verhalten wegen der überall vorhandenen Analogien der nervösen Substanzen auch in der Retina vermuten dürfen. Mindestens ist durchaus erforderlich zu prüfen, ob die Gröfse des eben merklichen Lichtreizes variiert, jenachdem derselbe die im möglichsten Ruhezustande oder die in verschieden starken Erregungszuständen befindliche Retina trifft. Mit andern Worten, wir werden vor allem erst feststellen müssen, wie grofs der minimale Lichtreiz sein mufs, wenn die Thätigkeit eines total verdunkelten, wie grofs, wenn diejenige eines mehr oder minder stark beleuchteten Auges wachgerufen werden soll. Da unser Sehfeld selbst bei totaler Finsternis durch das früher erwähnte subjektive Eigenlicht (s. o. p. 508) erhellt ist, so werden die erlangten Werte sämtlich zunächst nur als Mafs der Unterschieds-, nicht der absoluten Empfindlichkeit unsrer Retina dienen können, d. h. wir werden durch sie zunächst nur erfahren, um wieviel der in jedem Einzelfalle schon vorhandene Erregungszustand gerade gesteigert werden mufs, wenn eine merkliche Empfindungsänderung eintreten soll, nicht aber welche Gröfse der Lichtreiz besitzen mufs, um in dem total ruhenden Sehorgan eine eben merkliche Lichtempfindung auszulösen. Kurz wir werden keinen Aufschlufs über die Gröfse der Erregungsschwankung gewinnen, welche man seit FECHNER als Reizschwelle zu bezeichnen gewohnt ist, wohl aber in dem Quotienten aus der Differenz der verglichenen Helligkeiten $(J + J_1)$ minus J gleich J_1 durch die kleinere von beiden J, d. h. in dem Ausdruck $\frac{J_1}{J}$, Zahlenwerte für die Gröfse der Unterschiedsempfindlichkeit, FECHNERS sogenannte Unterschiedsschwelle, erlangen. Lassen wir die Intensität J in möglichst weiten Grenzen schwanken, so mufs die Reihe der für

jeden Einzelfall zu ermittelnden Quotienten $\frac{J_1}{J}$ endlich noch gestatten ein Urteil zu fällen, ob FECHNERS psycho-physisches Gesetz, wonach dieser Quotient eine konstante Gröſse besitzen muſs, auf dem uns jetzt beschäftigenden Gebiete Gültigkeit besitzt oder nicht.

Die umfassendsten und sorgfältigsten Untersuchungen hat in der angedeuteten Richtung AUBERT[1] angestellt. Das Ergebnis seiner Beobachtungen zeigt die beigefügte Tabelle, deren erste, dritte, fünfte und siebente Reihe die verschiedenen Grade von J, deren zweite, vierte, sechste und achte die zugehörigen Quotienten $\frac{J_1}{J}$ enthält. Die oberste Grenze von J entspricht ungefähr derjenigen Helligkeit, bei welcher wir abends zu lesen pflegen, die unterste derjenigen, bei welcher im total finsteren Raume überhaupt noch ein Helligkeitsunterschied wahrgenommen werden kann.

J	1365625	562500	316081	202500	90000	50625	22500
$\frac{J_1}{J}$	1/146	1/121	1/104	1/112	1/65	1/51	1/44—1/25
J	13656	10000	5625	3164	2500	1306	506
$\frac{J_1}{J}$	1/39	1/32	1/30—1/31	1/33	1/36	1/27—1/26	1/46
J	351	156	56	25	13	6	5
$\frac{J_1}{J}$	1/25	1/23	1/11	1/8	1/4	1/4	1/3
J	2 1/4	1					
$\frac{J_1}{J}$	1/0,44..	0					

Ein Blick auf die mit $\frac{J_1}{J}$ bezeichneten Kolumnen der beistehenden Tabelle zeigt unmittelbar das veränderliche Verhalten dieses Quotienten und lehrt sofort, daſs die Unterschiedsempfindlichkeit mit der absoluten Helligkeit wächst, nicht aber,

[1] Vgl. AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 64.

wie FECHNER und eine Anzahl teils ihm vorangehender teils nachfolgender Beobachter behauptet haben, und wie es das psychophysische Gesetz des ersteren erfordert, einen innerhalb gewisser nicht zu eng gezogener Grenzen konstanten Wert besitzt. Das Wachstum der Unterschiedsempfindlichkeit geht indessen nicht bis ins unendliche fort. Bei Überschreitung desjenigen Helligkeitsgrades, welcher durchschnittlich dem Tageslichte zukommt, erleidet dieselbe wiederum eine merkliche Abnahme. Genauer bestimmt sich demnach das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Unterschiedsempfindlichkeit und absoluter Helligkeit dahin, daſs die erstere ein Maximum bei mittlerer Tagesbeleuchtung hat, bei allmählicher Verringerung sowohl als auch bei allmählicher Steigerung des genannten Helligkeitsgrades stetig absinkt (HELMHOLTZ, AUBERT[1]). Das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit, also der kleinste Wert von $\frac{J_1}{J}$, betrug bei ARAGO $^1/_{130}$, bei MASSON $^1/_{120}$, bei VOLKMANN $^1/_{100}$, bei HELMHOLTZ $^1/_{167}$, bei AUBERT $^1/_{186}$. Wie für weiſses Licht, so gilt auch für andersfarbiges monochromatisches nach den Untersuchungen von LAMANSKY und DOBROWOLSKY[2] der Satz, daſs die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Zunahme der absoluten Helligkeit bis zu einer gewissen Grenze wächst und dann wieder abnimmt. Was die absolute Gröſse der Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Spektralfarben anbelangt, so variieren die Angaben beider Beobachter erheblich. Während LAMANSKY das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit für Gelb und Grün = $^1/_{286}$, für Blau = $^1/_{212}$, also gröſser als für Weiſs, für Violett = $^1/_{106}$, Orange = $^1/_{78}$, Rot = $^1/_{71}$, also kleiner als für Weiſs findet, beträgt nach DOBROWOLSKY die Unterschiedsempfindlichkeit im maximum für Rot $^1/_{14}$—$^1/_{25}$, Orange $^1/_{33}$, Goldgelb $^1/_{46}$, Grün $^1/_{59}$, Blaugrün $^1/_{67}$, Cyanblau $^1/_{132}$, Indigo $^1/_{268}$, Violett $^1/_{268}$, ist also nur für Indigo und Violett gröſser als für Weiſs. Wir müssen dahin gestellt sein lassen, ob sich diese Differenzen, wie DOBROWOLSKY meint, im wesentlichen aus der Mangelhaftigkeit der von LAMANSKY befolgten Versuchsmethode erklären. Daſs die verschiedenen Farbenkomponenten des weiſsen Sonnenlichts Empfindungen von ungleicher Intensität auslösen, und weshalb wir über die Ursachen dieser durch eine alte Erfahrung festgestellten Thatsache keinen befriedigenden Aufschluſs erteilen können, wurde schon früher (p. 450) besprochen.

Unter den Methoden, die Unterschiedsempfindlichkeit für weiſses Licht zu messen, empfehlen sich namentlich die beiden folgenden. Die erste rührt von BOUGUER her. Man stellt auf einer weiſsen Tafel vertikal einen Stab auf und läſst von demselben durch zwei gleich intensive Lichtquellen zwei Schatten

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 315. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 82.

[2] LAMANSKY, *Arch. f. Ophthalm.* 1871. Bd. XVII. Abth. 1. p. 123. — DOBROWOLSKY, ebenda. 1872. Bd. XVIII. Abth. 1. p. 74. — PFLUEGERs *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 441.

auf der Tafel entwerfen, deren Stärke durch wechselnde Entfernung der Lichtquellen leicht regulierbar, deren Intensitätsverhältnis durch das Verhältnis der Quadrate der Entfernungen der Lichtquellen von den zugehörigen Schatten mefsbar ist. Man kann nun entweder die Stärke beider Schatten miteinander vergleichen oder den Unterschied des einen Schattens gegen den angrenzenden Grund. Sind die beiden Lichtquellen L und L', und hat man bei einem bestimmten Abstand der einen L vom Stab die andre soweit entfernt, bis der Unterschied der Stärke beider Schatten eben aufhört merklich zu sein, so mufs bei einem andren Abstand von L diejenige Entfernung, welche man L' geben mufs, um wiederum den Unterschied eben zum Verschwinden zu bringen, genau so sein, dafs das reciproke Verhältnis der Quadrate der Entfernungen beider dasselbe ist, wie im ersten Fall. Oder man sucht bei einem gegebenen Abstand von L die Entfernung von L' auf, bei welcher der von letzterer entworfene Schatten eben nicht mehr von dem durch L beleuchteten Grunde unterschieden wird, gibt dann L einen andren Abstand und sucht wiederum den neuen zugehörigen Abstand von L', bei welchem jetzt ihr Schatten verschwindet. Verschwindet der Schatten der Kerze L' z. B. erst dann, wenn sie zehnmal weiter vom Stabe entfernt ist als L, so ist daraus zu schliefsen, dafs bei einer Lichtstärke des von L und L' beschienenen Grundes, welche um $^1/_{100}$ von derjenigen des nur von L beleuchteten Schattens differiert, Grund und Schatten eben gerade nicht mehr voneinander unterschieden werden können, die Unterschiedsempfindlichkeit also $= {}^1/_{100}$ ist. Die zweite hier zu erwähnende Methode ist von MASSON angegeben worden und beruht auf der Anwendung rotierender Scheiben. Füllt man auf einer weifsen Scheibe einen Teil eines Sektors zwischen Zentrum und Rand schwarz aus, so erscheint bei hinreichend rascher Umdrehung der Scheibe ein grauer Ring auf weifsem Grunde; verschmälert man den Sektor allmählich, so kommt man zu einer Minimalbreite, bei welcher der Ring eben noch von dem Grunde unterschieden werden kann; die Minimalbreite gibt dann ein Mafs für die kleinste noch wahrnehmbare Helligkeitsdifferenz. Haben wir z. B. gefunden, dafs die Grenze der Unterscheidung des grauen Ringes eintritt, wenn der Sektor $^1/_{100}$ der Kreisfläche einnimmt, so ist die Helligkeit des grauen Ringes um $^1/_{100}$ gegen die des weifsen Scheibengrundes vermindert, folglich $^1/_{100}$ die geringste wahrnehmbare Helligkeitsdifferenz. Anderseits wird die Betrachtung der rotierenden Scheibe durch graue Gläser von verschiedener Dunkelheit oder bei verschieden starker Beleuchtung durch Sonnenlicht, Tageslicht, Licht der Abenddämmerung, zeigen müssen, ob und in welcher Weise die Unterschiedsempfindlichkeit des geprüften Auges von der absoluten Helligkeit beeinflufst wird.

Um die Unterschiedsempfindlichkeit für farbige Lichtreize zu prüfen, bedient man sich am besten einer von HELMHOLTZ angegebenen, zuerst von DOBROWOLSKY benutzten Methode. Es werden in das Kollimatorrohr (c Fig. 3, Bd. I. p. 36) eines Spektralapparats zwei einander parallele NICOLsche Prismen und zwischen ihnen eine Gipsplatte eingesetzt. Letztere ist um ihre Achse drehbar und bedingt wegen ihrer doppeltbrechenden Eigenschaft die Entstehung von Interferenzstreifen in dem wie gewöhnlich durch das Okularrohr f betrachteten Spektrum. Diese Streifen erscheinen um so dunkler, je mehr sich die Schwingungsebenen des Gipses derjenigen Stellung nähern, bei welcher sie mit denen der beiden Nikols einen Winkel von 45° bilden, sie verschwinden ganz, wenn eine der Schwingungsebenen des Gipses mit derjenigen des ersten Nikols zusammenfällt. Bei der Beobachtung wird die der Prüfung zu unterwerfende Farbe mit Hilfe eines Spaltdiaphragmas im Okularrohre isoliert und an einem Nonius die Winkelstellung (α) des Gipses abgelesen, bei welcher sich die erste Spur von Interferenzstreifen zeigt. Der kleinste merkbare Intensitätsunterschied ist dann nach DOBROWOLSKYS Berechnung $= \sin^2 2\alpha$.

Gegen die Umgestaltung, welche die Lehre von der Konstanz der Unterschiedsempfindlichkeit durch HELMHOLTZ und AUBERT er-

en hat, und deren Begründung wir soeben kennen gelernt haben, sich FECHNER[1] zu wiederholten Malen ablehnend geäufsert. en Ausführungen nach wären die auch ihm nicht verborgen gebenen Schwankungen der Quotienten $\frac{J_1}{J}$ aus einer oberen und eren Grenze zu erklären, welche sein Gesetz allerdings habe. obere Grenze desselben bei blendenden Helligkeitsgraden sei die ge davon, dafs es überhaupt ein Maximum gibt, über welches Empfindung nicht gesteigert werden kann. Führe von zwei zu gleichenden Helligkeiten bereits die geringere dieses Maximum bei, so könne die gröfsere keine weitere Steigerung der Empfing erzielen, so könne demnach auch kein Unterschied wahrgenmen werden. Die untere Grenze ist nach FECHNER nur eine einbare, und was als Abweichung vom Gesetze erscheint, nur eine gerung desselben. Das Verschwinden kleiner Unterschiede bei r geringen absoluten Graden der objektiven Helligkeit ist nach HNER durch eine zur Geltung kommende Einmischung des Eigents der Netzhaut bedingt. Betrachten wir zwei benachbarte chtende Objekte von verschieden grofser Helligkeit, so füge sich den von beiden erzeugten Eindrücken immer noch das Eigenlicht Auges, und zwar zu beiden in gleichem Grade; dämpfen wir die objektiven Helligkeiten durch graue Gläser, so bleibe die lligkeit des Eigenlichts doch ungedämpft und addiere sich noch ner mit seiner konstanten Intensität den beiden verglichenen ancen hinzu. Die hierdurch in jedem Falle gesetzte Ändeg des Helligkeitsverhältnisses trete natürlich bei denjenigen den von Verdunkelung am deutlichsten hervor, bei welchen die lligkeit des Eigenlichts gegen die objektiven Helligkeiten nicht hr verschwindend klein sei, daher die starke Abnahme der Unteriedsempfindlichkeit gerade bei niederer Beleuchtungsintensität. rnach liefse sich also überhaupt nur innerhalb einer gewissen tleren Schwankungsbreite des Beleuchtungsgrades das geforderte nstantbleiben der Unterschiedsempfindlichkeit erwarten, soll hier r auch nach FECHNER und andern[2] thatsächlich zu finden sein.

Man kann alle Einzelheiten dieser Betrachtungsweise zugeben, e damit auch die Richtigkeit des FECHNERschen Gesetzes für iesen hinnehmen zu müssen. Die Möglichkeit, eine feste Relation schen Reiz- und Empfindungsgröfse unter verschiedenen äufseren dingungen aufzustellen, ist nur gegeben, wenn wir sicher sein fen, dafs der innere Zustand des empfindungvermittelnden Organs in jedem einzelnen Falle unverändert gleich geblieben ist, und nde diese Voraussetzung trifft für unser Sehorgan und vielleicht h für alle übrigen Sinnesorgane nicht zu. Hinsichtlich der

[1] FECHNER, *Psychophysik*. Bd. II. p. 566, u. *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. p. 1; *In Sachen der Psychophysik*. Leipzig 1877. p. 149.

[2] FECHNER, a. a. O. — KRÄPELIN, WUNDTS *Philosoph. Stud.* Leipzig 1884. Bd. II. p. 306.

ersteren wissen wir im Gegenteil ganz bestimmt, dafs seine Empfänglichkeit für Lichtreize, d. i. seine Erregbarkeit, mit steigender Abschwächung der objektiven Reizgröfse wächst, ein Verhalten, welches AUBERT als Adaptation der Retina gegen Lichtreize bezeichnet hat. Finden wir also mit FECHNER, dafs ein starker Lichtreiz im allgemeinen um einen gröfseren Betrag als ein schwacher gesteigert werden mufs, bevor wir der eingetretenen Änderung gewahr werden, so nötigt dieser Umstand noch nicht zu dem Schlusse, dafs wir die quantitative Differenz zweier Empfindungen nach ihren relativen Gröfsenverhältnissen beurteilen, sondern beweist zunächst nur, dafs die nervöse Substanz, welche den stärkeren Reiz aufgenommen hat, ihrer geringeren Erregbarkeit wegen eines stärkeren Reizes bedarf, um einen merklichen Empfindungszuwachs auszulösen, als dieselbe nervöse Substanz, wenn sie ursprünglich nur von einem schwachen Lichtreize betroffen war und darum keine so grofse Herabsetzung ihrer Erregbarkeit erlitten hatte.

Allgemein würde sich hieraus aber ergeben, dafs die Unterschiedsempfindlichkeit des Sehorgans nicht nur von der absoluten Helligkeit der Lichtreize, sondern auch vom Adaptationszustande der Netzhaut abhängt.

Die Thatsache der Adaptation ist altbekannt. Denn niemand kann sich der Kenntnis entziehen, dafs die Scheibe des Vollmondes, welche am Tage wie eine weifse Wolke am Himmel erscheint, des Nachts mit starkem Glanze leuchtet, obwohl die absolute Intensität des von ihr reflektierten Sonnenlichts natürlich nicht zugenommen hat, und jedermann weifs aus eigner Erfahrung, dafs das diffuse uns gewohnte Tageslicht schmerzhaft blendet, wenn wir unsre Augen demselben plötzlich nach längerem Verweilen in einem dunklen Raume aussetzen. Gröfse und Verlauf des Adaptationsvorgangs sowie seine Bedeutung für die vorliegende Frage sind jedoch erst durch AUBERT[1] in umsichtiger Weise eruiert worden. Eines der Verfahren, dessen sich derselbe zur genaueren quantitativen und zeitlichen Messung der Netzhautadaptation bedient hat, ist das folgende. In dem Laden eines absolut dunklen Zimmers wurde eine quadratische Öffnung, deren Weite innerhalb bestimmter Grenzen veränderlich, stets aber genau bekannt war, angebracht und dicht vor derselben eine matte Glastafel befestigt. Es war hiermit die Möglichkeit hergestellt, wechselnde, aber jederzeit bestimmbare Mengen diffusen Tageslichts in das Dunkelzimmer einfallen zu lassen. Der Beobachter wandte der Lichtquelle den Rücken zu, während ein Gehilfe der Öffnung diejenige Gröfse erteilte, bei welcher ein von der Lichtquelle 5,5 m, von dem Beobachter 200 mm, entfernter weifser Papierstreifen, von 0,5 mm Breite und 15 mm Länge eben gerade

[1] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 25—29, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. v. A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH etc. Bd. II. p. 483—487.

hrnehmbar wurde. Für AUBERTS Augen mufste die lichtgebende
fnung gleich nach dem Eintritt in den verdunkelten Raum 15 mm
ite, also 225 qmm Flächeninhalt haben, wenn die bezeichnete
ıfgabe gelöst werden sollte, nach 30 Minuten Aufenthalt dagegen
r noch 2,5 mm Seite, also 6,25 mm Flächeninhalt. Es hatte
nit die Erregbarkeit der Netzhaut nach 30 Minuten langer totaler
rdunkelung in dem Verhältnis von 6,25 : 225, d. i. um das 36fache,
genommen. Eine allgemeine Vorstellung von der Geringfügigkeit
r in Gebrauch gezogenen Lichtintensitäten läfst sich gewinnen,
nn man erwägt, dafs die Helligkeit der matten Gläser der Laden-
nung derjenigen einer weifsen Wolke am Tageshimmel oder, was
sselbe sagen will, des Vollmondes merklich gleich sein wird.
tzterer würde mit seinem scheinbaren Durchmesser von 15′ 32″
ıer in 5,5 m betrachteten Kreisfläche von 24,4 mm Halbmesser
er einem Quadrat von 43 mm Seite, also 1849 qmm Flächen-
ıalt entsprechen. Hiernach wäre also die Beleuchtung des Papier-
eifens durch die quadratische Öffnung von 15 mm Seite unge-
ır 8 mal, diejenige durch die Öffnung von 2,5 mm Seite aber
0 mal kleiner, als wenn derselbe von dem ganzen Lichte des Voll-
ınds getroffen worden wäre. Noch kleinere Lichtmengen reichten
s, wenn statt des schmalen Papierstreifens ein weifser Papier-
ıirm, welcher das ganze Gesichtsfeld des Beobachters ausfüllte,
Dunkelzimmer wahrgenommen werden sollte. In diesem Falle
rfte der Ladenöffnung unter günstigen Umständen nur eine Weite
n 1 mm erteilt werden. Da 1 mm in 5 m Entfernung
sehen 41 Winkelsekunden mifst, so wäre die kleinste eben
ch merkliche Erhellung unsrer verdunkelten nur vom
genlichte erfüllten Gesichtsfelder der Beleuchtung durch
n quadratisches Stück weifsen Himmel von 41 Sekun-
n Seite gleich zu erachten.

Abgesehen von seiner unmittelbaren Bedeutung für die quan-
ıtive Schätzung der Adaptation sind diese Versuchsergebnisse
BERTS auch noch anderweitig von Wichtigkeit. Denn einmal
weisen dieselben in präzisierter Form die allerdings schon früher
kannt gewesene Thatsache, dafs die Intensität der Lichtempfindungen
sentlich von der Extension des Lichtreizes auf der Netzhaut be-
ıflufst wird und zwar mit der Zahl der getroffenen Netzhaut-
mente wächst; es folgt also in bezug auf die Unterschiedsempfind-
hkeit unsers Sehorgans, dafs dieselbe aufser von den beiden
hon genannten Faktoren auch noch von einem dritten,
r räumlichen Ausdehnung des Lichtreizes auf der Re-
ıa oder dem Gesichtswinkel, unter welchem der leuch-
nde Gegenstand erscheint, abhängig ist. Zweitens läfst
h aber auch die Kenntnis des kleinsten eben merklichen Licht-
izes verwerten, um annähernd wenigstens die Intensität des sub-
ktiven Eigenlichts zu schätzen, welche das verdunkelte Gesichts-

feld unsers Auges regelmäſsig überzieht. Aus unsern früheren Mitteilungen über das Verhalten der Unterschiedsempfindlichkeit (s. o. p. 514) wissen wir, daſs dieselbe in der Region der schwächsten Lichtreize ungefähr durch den Wert $^1/_2$ ausgedrückt wird. Zwei schwächste objektive Lichtreize werden von uns folglich nur dann in der Empfindung voneinander gesondert, wenn der eine doppelt so groſs als der andre ist. Betreffs der Intensität des Eigenlichts ergibt sich demnach, daſs dieselbe mindestens $^1/_2$ mal so klein als die Intensität des kleinsten eben merklichen Lichtreizes anzunehmen ist, also der Beleuchtung unsers Gesichtsfeldes durch ein quadratisches Stück weiſsen Himmel von ungefähr 22 Sekunden Seite, oder, was nach AUBERT[1] dasselbe bedeutet, durch die halbe Lichtstärke des Planeten Venus während seines höchsten Glanzes entspricht. Die ungemein kleine Intensität, welche somit dem subjektiven Eigenlichte zukommt, ist ein neuer Grund dagegen, die Annahme der Unterschiedsempfindlichkeit bei abnehmender absoluter Helligkeit im Sinne FECHNERS durch die Einmischung eben jenes Eigenlichts erklären zu wollen. Eine Nötigung, dem psychophysischen Gesetze FECHNERS auf dem Gebiete der intensiven Lichtempfindungen Gültigkeit zuzuerkennen, liegt daher nicht vor. Der Adaptationszustand der Netzhaut erreicht seine höchste Entwickelung im verdunkelten Raume erst nach Ablauf einiger Zeit. Die Erregbarkeitszunahme, welche seinen objektiven Ausdruck bildet, wächst anfänglich sehr rasch, dann langsamer und langsamer, ohne, wie es scheint, selbst nach zweistündigem Aufenthalt im Dunkelzimmer den höchst möglichen Grad erlangen zu können. Denn während die eben merkliche Gröſse des Lichtreizes nach AUBERT bei zwei Minuten langem Aufenthalt im Dunkelzimmer $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ der ursprünglich notwendig gewesenen beträgt, sinkt sie innerhalb der nächsten 28 Minuten nur noch bis auf $^1/_{36}$ des Anfangswertes herab und nimmt im allgemeinen zu Beginn des Versuchs binnen $^1/_4$ Sekunde um ebensoviel ab als nach Ablauf von $^1/_4$ Stunde binnen einer Stunde. Der Schnelligkeit, mit welcher die Erregbarkeit der verdunkelten Netzhaut anfänglich steigt, entspricht umgekehrt die Schnelligkeit, mit welcher diejenige der plötzlich beleuchteten fällt. Läſst man in einem unvollständig verfinsterten Zimmer einen einzigen elektrischen Funken überspringen, so werden alle zuvor matt sichtbaren Objekte sogleich unsichtbar und das Gesichtsfeld erscheint tief dunkel. AUBERT[2], welcher diese Beobachtung mitteilt, macht zugleich darauf aufmerksam, daſs unter den angegebenen Verhältnissen nur eine beschränkte Stelle der Netzhaut, diejenige, auf welcher das Funkenbild entworfen wird, einer intensiven Reizung unterliegt, und nimmt hieraus Veranlassung,

[1] AUBERT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. v. A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH etc. Bd. II. p. 486.

[2] AUBERT, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1858. Bd. V. p. 287.

auf eine räumliche Ausbreitung der Erregung (innerhalb der Retina) im Sinne PLATEAUS, FECHNERS und E. HERINGS zu schliefsen (s. o. p. 486).

Aufser der schnell umstimmenden Wirkung des elektrischen Funkens gibt es aber noch eine ganze Kategorie anderweitiger Erfahrungen, welche das rasche Schwanken des Erregungszustandes der Netzhaut infolge der Adaptation darthun. Es gehören hierher unsers Erachtens alle Fälle, in welcher der Nutzeffekt intermittierender Lichtreize sich demjenigen der kontinuierlichen überlegen erweist: so die bereits oben (p. 457) erwähnte Wahrnehmung KUNKELS, dafs ein intermittierender grüner Farbenreiz bei gewisser Zeitdauer als intensiv helles Gelb empfunden wird, ferner diejenige von E. BRUECKE, dafs ein intermittierender roter Farbenreiz von gewisser Zeitdauer eine weifslich gelbe Empfindung von gröfserer Intensität auslöst, endlich die auch wieder von E. BRUECKE[1] näher untersuchten Fälle, in welchen die gleich grofsen schwarzen und weifsen Sektoren mit bestimmter Geschwindigkeit rotierender Scheiben tiefer schwarz, beziehungsweise heller weifs erscheinen als dieselben Sektoren in Ruhe befindlicher. Die Veränderung der Farbentöne bei Zunahme ihrer absoluten Helligkeit im obigen Sinne ist früher (p. 447) besprochen worden, und kann der hier vertretenen Auffassung von dem unter Umständen gröfseren Nutzeffekt intermittierender Netzhautreizungen keine Schwierigkeiten bereiten; die Ansicht BRUECKES, dafs derselbe auf einer Summation des direkten Eindrucks mit dem ersten positiven Nachbilde beruhe, ist aber darum schon fraglich, weil thatsächlich während jeder Reizpause eine Erregbarkeitssteigerung in der Netzhaut vor sich geht und schon aus diesem Grunde also bei einer gewissen weder zu grofsen noch zu kleinen Unterbrechungsdauer des Lichtreizes notwendig auch eine Intensitätszunahme der Empfindung eintreten mufs.

Alle bisher berichteten Versuchsergebnisse sind unter genauer Fixierung der zu vergleichenden Lichtquellen gewonnen worden, gelten folglich zunächst nur für die *fovea centralis* der Retina und ihre nächste Umgebung. Es fragt sich, ob die gewonnenen Erfahrungssätze auch für die peripheren Regionen der Netzhaut mafsgebend sind oder für diese modifiziert werden müssen. Die hierüber vorliegenden Untersuchungen haben zu keinem übereinstimmenden Resultat geführt. Berücksichtigt man indessen nur das thatsächliche Material, welches wir denselben verdanken, ohne auf die von den einzelnen Beobachtern gezogenen Schlüsse einzugehen, so ergibt sich der folgende allgemeine Lehrsatz. Im vollkommen adaptierten Zustande, d. h. also nach längerem Aufenthalt in einem total verdunkelten Raume, besitzen die seitlichen Partien

---

[1] E. BRUECKE, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1864. Bd. XLIX. p. 128, u. MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1865. Bd. IX. p. 367.

der Netzhaut für schwächste Lichtreize den gleichen Empfindlichkeitsgrad, für stärkere und stärkste dagegen unter allen Umständen einen geringeren als die zentralen. Um diesen Ausspruch zu begründen, verweisen wir einerseits auf die wiederholt[1] festgestellte Thatsache, dafs ein schwächster Lichtreiz im total verdunkelten Raume nicht nur bei genauer Fixierung, sondern auch bei indirektem Sehen gleich deutlich wahrgenommen wird, anderseits darauf, dafs intensivere Lichtreize von der *fovea centralis* aus regelmäfsig stärkere Empfindungen auslösen als von den seitlichen Gegenden der Netzhaut.[2] In vollkommenem Einklange hiermit steht, wenn EXNER, DOBROWOLSKY und GAINE[3] das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit für die letzteren kleiner als für die erstere finden, und zwar im allgemeinen um so kleiner, je seitlicher die geprüften Netzhautregionen liegen.

In welchem Verhältnis die periphere Unterschiedsempfindlichkeit nach DOBROWOLSKY und GAINE abnimmt, ergibt die folgende ihnen entlehnte Beobachtungsreihe. Die zentrale Unterschiedsempfindlichkeit hatte in dem betreffenden Falle den Wert von $^1/_{120}$. Dagegen betrug die periphere im äufsern Teile des Gesichtsfeldes bei 5° Abstand vom Zentrum nur noch $^1/_{75}$, bei 20°, 35°, 50°, 65°, 68° beziehungsweise $^1/_{75}$, $^1/_{16}$, $^1/_{11,2}$, $^1/_{8,4}$, $^1/_{4,5}$, im innern Teil des Gesichtsfeldes bei 5°, 20°, 35°, 50°, 60°—65° Abstand vom Zentrum $^1/_{72}$, $^1/_{34}$, $^1/_{11,6}$, $^1/_{7,5}$, $^1/_4$. Dort hatte die Unterschiedsempfindlichkeit also schliefslich in dem Verhältnis von 1 : 26,6, hier in dem Verhältnis vom 1 : 36 an Gröfse verloren.

Ist die Retina, wie in der Regel, unvollständig adaptiert, so besitzen die zentralen Teile derselben eine geringere Empfindlichkeit für schwächste Lichtreize als die peripheren. Es können daher unter gewöhnlichen Umständen sehr schwache punktförmige Lichteindrücke, Sterne 3. bis 5. Gröfse, leichter mit seitlichen Netzhautpartien als mit der Mitte des gelben Flecks wahrgenommen werden, eine Beobachtung, welche zuerst von den Astronomen gemacht und übrigens niemals in bezug auf ihre Richtigkeit angegriffen worden ist. Der Winkel, welchen dabei der Richtungsunterschied des Sternes mit der Gesichtslinie macht, mit andern Worten der Abstand des seitlichen Retinapunktes, welcher das Bild des Sternes empfängt, von der Mitte des gelben Flecks ist nicht ganz unbeträchtlich und unter verschiedenen Verhältnissen verschieden.[4] Wie AUBERT[5] hervorhebt, dürfte die gröfsere Empfindlichkeit der Netzhautperipherie bei unvollständiger Adaptation der Retina darauf zurückzuführen sein, dafs die seitlichen Partien der letzteren unter normalen Verhältnissen stets weniger stark beleuchtet werden als die zentralen, und sich darum für gewöhnlich in einem höheren Grade von Adaptation als diese befinden, d. h. also besser als diese geeignet sind schwache Lichteindrücke zur Empfindung zu bringen. Damit auch die *fovea centralis* und ihre nächste Nachbarschaft den gleichen Grad von Empfindlichkeit erlangen, bedarf es erst eines längeren Verweilens im total verdunkelten Raume.

---

[1] AUBERT, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1862. Bd. VIII. p. 262, u. *Physiol. d. Netzhaut.* p. 92. — CHARPENTIER, *Cpt. rend.* 1880. T. XCI. p. 49.

[2] Vgl. AUBERT. a. a. O.

[3] S. EXNER, PFLUEGERS *Arch.* 1870. Bd. III. p. 237. — DOBROWOLSKY u. GAINE. ebenda. 1876. Bd. XII. p. 432.

[4] Vgl. RUETE, *Explicat. facti, quod minim. paulum lucentes stellae tantum peripheria retinae cerni possunt.* Programm. Lipsiae 1859, u. FECHNER, *Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss.* 1860. Bd. VII. p. 373.

[5] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 91.

Die hervorgehobenen Differenzen zwischen Netzhautperipherie und Zentrum sind demnach sämtlich nur gradueller, nicht qualitativer Natur und dürften sich auch physiologisch unter der Voraussetzung begreifen lassen, daſs die erregbare Substanz auf allen Teilen der Netzhaut qualitativ gleichartig, quantitativ aber in den zentralen Abschnitten stärker als in den peripheren vertreten ist. Denn hieraus würde ohne weiteres folgen, daſs ein schwächster Lichtreiz die adaptierte Retina überall gleich stark erregt, während starke und stärkste Lichtreize das vorhandene Material auf den seitlichen Netzhautabschnitten zu schnell erschöpfen, um hier derselben Intensität des Effekts fähig zu sein, wie auf den mit erregbarer Substanz reichlicher versehenen zentralen.

VON DEN GESICHTSWAHRNEHMUNGEN.

§ 126.

Allgemeines. Die Lichtempfindung mit ihren verschiedenen Farbenqualitäten verhält sich zu den wirklichen Leistungen unsers Gesichtssinnes, wie die toten Zeichen einer Sprache zur lebendigen Sprache selbst. Licht- und Farbenempfindungen sind die Zeichen der Sprache, in welcher die Auſsenwelt durch die Sehnervenfasern zur Seele spricht, aber sie selbst an sich bilden noch keine Sprache. Träten dieselben nackt vor unser Bewuſstsein, so würden wir sie nicht einmal auf Qualitäten äuſserer Objekte zu beziehen vermögen, geschweige, daſs sie uns Aufschlüsse über die räumlichen Verhältnisse der Auſsendinge verschafften, sie würden uns eben nur als Zustände unsers Bewuſstseins erscheinen. Sinn und Bedeutung erhalten sie erst durch die Vorstellungen, welche sich mit ihnen verknüpfen, und es soll im folgenden unsre Aufgabe sein, nicht allein die Natur dieser Vorstellungen, sondern auch die Art ihrer Entstehung, die Bedingungen ihrer Verknüpfung mit dem Inhalt der einfachen Empfindung zu analysieren, mit einem Worte, zu erörtern, wie das Sehen aus den Empfindungen des Lichts und der Farben hervorgeht.

Das Auge verhält sich dem Tastorgan vollkommen analog; denselben zwei Bedingungen, welche dem Tastorgan das Objektivieren seiner Druck- und Temperaturempfindungen und die räumliche Wahrnehmung möglich machten, begegnen wir auch beim Auge, es ist der Raumsinn und die Beweglichkeit des Auges durch Muskeln, welche uns Richtung und Gröſse der Bewegungen aus den bei ihrer Kontraktion entstehenden Empfindungen, den Muskelgefühlen, erkennen lassen. Die Retina besitzt einen sehr vollkommenen Raumsinn, d. h. die durch diskrete Lichteindrücke auf verschiedenen Stellen ihrer Fläche erzeugten Empfindungen ver-

knüpfen sich mit sehr genauen Vorstellungen von den räumlichen Verhältnissen dieser Eindrücke, ihrer gegenseitigen Lage und Entfernung, oder richtiger (da wir die Empfindungen unmittelbar objektivieren, also nicht auf die getroffenen Teile der Netzhaut, nicht auf das Netzhautbild, sondern auf die äufseren Objekte, von denen der Lichtreiz ausging, d. h. von denen ein Bild auf der Retina entworfen wird, beziehen) mit Vorstellungen von den räumlichen Verhältnissen der empfindungerregenden leuchtenden Objekte. Wie grofs die Feinheit dieses Raumsinns ist, d. h. in welchem geringen Abstand voneinander zwei gleichzeitige Eindrücke die Netzhaut treffen können, ohne zu einer einfachen Empfindung zu verschmelzen, wie sich diese Einheit an verschiedenen Abschnitten der Retina verhält, werden wir unten genauer erörtern. Es leuchtet von selbst ein, dafs nur durch den Raumsinn der Retina der dioptrische Apparat des Auges Bedeutung erhält; ohne dieses Vermögen wäre die wunderbare Kombination brechender Flächen und der Akkommodationsmechanismus unnütz, denn das scharfe Bild der leuchtenden Objekte könnte nicht als solches wahrgenommen werden. Nur durch den Raumsinn wird es möglich, dafs die räumlichen Verhältnisse des Netzhautbildes eines Objekts auf eben demselben Wege durch Kombination von Empfindung und Vorstellung auf die Seele wirken, als beim Tastsinn die räumlichen Verhältnisse des Objekts unmittelbar. Die Erklärung dieses Raumsinns ist im allgemeinen dieselbe, wie wir sie beim Tastsinn versucht haben, so dafs wir hier nur kurz zu rekapitulieren brauchen. Wie die äufsere Haut müssen wir uns auch die Netzhaut als eine Mosaik regelmäfsig nebeneinander geordneter diskreter sensibler Punkte, d. h. solcher Teile denken, von denen jeder bei der Einwirkung der Lichtwellen für sich eine isolierte Einzelempfindung erzeugt, welche von der Seele als verschieden von der jedes andern sensiblen Punktes erkannt wird und zur Vorstellung eines bestimmten Punktes im Raume führt. Das Vorstellungsvermögen vom Raum ist der Seele angeboren. So wie sie sich nun mit Hilfe dieses Vermögens und des Systems der Lokalzeichen, welche die Tastempfindungen begleiten, ein Raumbild der gesamten Körperoberfläche schafft, in welches sie später jede Tastempfindung dem gereizten Ort entsprechend einträgt, ebenso lernt sie jeden durch eine Lokalfärbung ausgezeichneten Netzhauteindruck mit einer Raumvorstellung verknüpfen und gewinnt allmählich ein der Netzhautmosaik entsprechendes Raumbild, in welchem jeder diskrete sensible Punkt der Retina in seiner wirklichen relativen Lage zu seinen nächsten und entfernten Nachbarn repräsentiert ist. Wird daher eine Anzahl derselben von Lichteindrücken getroffen, so knüpfen sich so schnell und unbewufst an die Einzelempfindungen, die von jedem derselben erzeugt werden, die betreffenden räumlichen Vorstellungen, dafs das Netzhautbild mit seinen räumlichen Verhältnissen scheinbar fertig unmittelbar

mit der Empfindung selbst vor die Seele tritt. Wir glauben direkt zu sehen, ob jene Eindrücke in gerader Linie oder im Kreise, unmittelbar aneinander grenzend, oder in gewisser Entfernung voneinander im Raume sich befinden; kein Mensch ist imstande, durch Analyse seiner Gesichtswahrnehmungen zu erkennen, daſs zunächst nur die reine Empfindung mit ihrer Qualität als subjektive Veränderung zum Bewuſstsein kommt, daſs wir zunächst nur unterscheiden, ob eine Empfindung einfach oder mehrfach ist, daſs Empfindung und die objektivierte räumliche Vorstellung zeitlich auseinanderfallen, daſs letztere aus ersterer und andern gleichzeitigen Empfindungen, wie den Muskelgefühlen, erst abgeleitet, zusammengesetzt wird. Keiner kann sich der Studien erinnern, welche seine Seele in der Zeit der Kindheit hat machen müssen, um ihre subjektiven Empfindungen in dieser Weise verstehen und deuten zu lernen. Es stellt sich bei näherer Betrachtung auch ein wesentlicher Unterschied zwischen Tast- und Gesichtssinn heraus. Während wir bei ersterem unser Tastorgan selbst wahrnehmen, unsre Eindrücke auf bestimmte Orte der Haut beziehen lernen und selbst bei den objektivierten Tastempfindungen uns des gedrückten oder erwärmten Zustandes unsrer Haut als Ursache der Empfindungen bewuſst werden, kommen wir niemals zur Wahrnehmung der sensiblen Fläche unsers Auges, sind nicht imstande, irgend welche Empfindung auf einen Zustand der Netzhaut zu beziehen, kommen nie zu der Wahrnehmung der Existenz eines Netzhautbildes als nächster Ursache der Empfindung. Alle Empfindungen objektivieren wir unmittelbar, verlegen sie gänzlich auſser uns in den äuſseren Raum. Wir kommen wohl durch die Thatsache, daſs Verdeckung des Auges das Sehen aufhebt, zu dem Schluſs, daſs das Auge das Organ ist, durch welches wir sehen, aber es dünkt uns das Auge gewissermaſsen nur eine Öffnung zu sein, durch welche hindurch eine innere Sehkraft in die Auſsenwelt eindringt, der Blick zu den Objekten getragen wird. Ja selbst, so wunderbar es klingt, nicht allein die entoptischen Erscheinungen bei geöffnetem Auge, sondern auch die Visionen im geschlossenen Auge, die Bilder im dunklen Sehfeld, die Nachbilder, von denen wir gesprochen, verlegen wir in den Raum auſser uns und gehen in dieser Selbsttäuschung so weit, daſs wir z. B. an das subjektive Nachbild einer Lichtflamme im geschlossenen Auge unwillkürlich ein Urteil über die Entfernung jenes von diesem knüpfen.

Die Netzhaut ist eine Fläche, das Netzhautbild ein flächenhaftes; nichtsdestoweniger verbindet sich demselben stets auch die Wahrnehmung einer Dimension der Tiefe, das flächenhafte Retinabild gibt durch einen dem Bewuſstsein völlig entrückten Prozeſs zu der Wahrnehmung des Körperlichen Veranlassung. Blicken wir in eine Landschaft hinaus, so wird der dicht vor uns befindliche Baum ein verhältnismäſsig gröſseres Netzhautbild entwerfen, als der

entfernte Kirchturm, und doch urteilen wir immer beim ersten Anblick richtig, daſs der Baum kleiner ist als der Turm, und bilden ebenso rasch eine Vorstellung von der relativen Gröſse als von der Entfernung beider von uns. Auch in dieser Beziehung verhält sich das Auge etwas anders als das Tastorgan. Die Tragweite des ersteren ist unendlich gröſser, es verschafft uns Kenntnis von der Gröſse und Form nicht nur der nächstliegenden, sondern auch der fernsten Objekte. Der Tastsinn kann seine Prüfungen nur auf erstere ausdehnen. Das Urteil über relative Gröſse verschiedener Objekte wird vom Tastsinn auf einfacherem Wege gebildet, als vom Gesichtssinn. Der Tastsinn beurteilt und vergleicht die Gröſse zweier Gegenstände lediglich nach dem unmittelbaren Eindruck, sei es mit Hilfe des Muskelgefühls, sei es nur nach der bewuſst werdenden Zahl der getroffenen Nervenenden; das Urteil fällt richtig aus, sobald dieselbe Tastfläche beide Gegenstände geprüft hat. Wollten wir mit dem Auge die relative Gröſse ebenso nach der relativen Gröſse des Netzhautbildes (und den Muskelgefühlen) beurteilen, so würden wir jedesmal irren, sobald die verglichenen Objekte in verschiedener Entfernung vom Auge sich befinden. Bei der Bildung des Urteils aus den Netzhauteindrücken bringen wir daher die Entfernung des Objekts mit in Rechnung; auf welche Weise wir zur Wahrnehmung der Entfernung kommen, soll unten erörtert werden. Wir werden dabei die wichtige Mithilfe der Anstrengungsgefühle der Augenmuskeln kennen lernen, welche bei den Leistungen des Gesichtssinns keine minder wichtige Rolle spielen, als bei den Leistungen des Tastsinns.

§ 127.

Von der Schärfe des Sehens.[1] Das vollkommenste, schärfste Netzhautbild, welches der dioptrische Apparat des Auges bei vollkommenster Akkommodation und möglichster Verkleinerung der sphärischen (monochromatischen) und chromatischen Aberration von einem äuſseren Objekt zu entwerfen vermag, ist an sich noch kein zwingender Grund zu einer entsprechend scharfen räumlichen Wahrnehmung, wenn wir unter letzterer die bestimmte gesonderte Auffassung der möglichst kleinen leuchtenden Punkte, in welche jedes Netzhautbild respektive jedes Objekt zerlegt werden kann, verstehen. Denken wir uns ein Damenbrett aus alternierenden schwarzen und weiſsen Quadraten von bestimmter Seitenlänge als Prüfungsmittel, so werden wir demjenigen Auge (ein vollkommenes Akkom-

[1] E. H. WEBER, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1852. p. 128. — VOLKMANN, ebenda. 1858. p. 38, u. ferner in R. WAGNERS *Handwörtb. d. Physiol.* Bd. III. Abth. 1. p. 3[illegible]; *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* Heft 1. p. 65. — O. FUNKE, *Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg.* Bd. III. Heft 2. p. 89.

modationsvermögen vorausgesetzt) und derjenigen Stelle der Retina die gröſste Schärfe des Sehens zusprechen, welche bei der relativ gröſsten Entfernung des Brettes, also bei der relativ gröſsten Verkleinerung der einzelnen Felder im Netzhautbilde, die schwarzen und weiſsen Quadrate noch gesondert voneinander aufzufassen vermag. Die leicht zu berechnende Gröſse dieser Felder im Netzhautbilde bei dem Grenzabstande des Objekts, über welche es nicht entfernt werden kann, ohne daſs die gesonderte Wahrnehmung aufhört, gibt uns zugleich ein bestimmtes Maſs für die Schärfe des Sehens. Von welchen Verhältnissen die letztere abhängt, ist im allgemeinen nicht schwer anzugeben. Wie schon in der Einleitung angedeutet, haben wir uns die Netzhaut aus einer Mosaik sensibler Punkte von ganz konstanter anatomisch gegebener Gröſse zusammengesetzt zu denken, deren Einzelerregungen erst in unsrer Vorstellung, wo sie nach ihren Lokalzeichen geordnet werden, zu einem Bilde mit sämtlichen Verhältnissen verschmelzen. Es muſs hiernach also die unveränderliche Gröſse der sensibeln Retinapunkte den konstanten Maſsstab bilden, nach welchem sich die Feinheit unsres Unterscheidungsvermögens für die Einzelheiten eines Objekts richtet. Zwei oder mehr nebeneinander liegende Punkte eines Objekts können nur dann als voneinander verschieden aufgefaſst werden, wenn der Durchmesser ihres Bildes in der Netzhaut gröſser oder mindestens ebenso groſs als der Durchmesser eines sensiblen Punktes ist. Fallen ihre Bilder innerhalb der Grenzen desselben Retinaelements, so können sie nicht gesondert wahrgenommen werden. Fallen zwei punktförmige Eindrücke auf zwei nebeneinander liegende sensible Punkte, so werden sie allerdings zwei Empfindungen hervorbringen, allein in der Vorstellung werden diese beiden Eindrücke stets ohne Distanz aneinandergrenzen oder, wenn ihre Qualität dieselbe ist, als ein Eindruck von gewisser Breite erscheinen, auch dann, wenn im Netzhautbild wirklich ein Abstand zwischen beiden Leuchtpunkten vorhanden ist, sobald nämlich der Durchmesser derselben kleiner, als der eines sensiblen Punktes ist. Denken wir uns z. B. zwei nebeneinander liegende sensible Punkte, so wäre es möglich, daſs zwei benachbarte Fixsterne Bilder von geringerem Durchmesser so auf die Netzhaut würfen, daſs jedes Bild genau in das Zentrum eines sensiblen Punktes fiele, die Bilder also durch die freien Ränder beider sensibeln Punkte voneinander getrennt wären; wir werden in diesem Falle nicht zwei gesonderte Sterne, sondern nur einen einzigen am Himmel wahrnehmen. Betrachten wir zwei Spinnewebenfäden, die in geringem Abstand voneinander parallel ausgespannt sind, so werden wir einen einfachen Faden sehen, nicht nur, wenn die Bilder der Fäden auf dieselbe in einer Linie hintereinander liegende Reihe sensibler Punkte fallen, sondern auch dann noch, wenn dieselben auf zwei aneinander grenzende Reihen fallen. Damit sie gesondert wahrgenommen werden, eine Distanz

zwischen ihnen erkannt wird, ist es notwendig, dafs eine Reihe nicht von ihnen getroffener sensibler Punkte zwischen den beiden Reihen liegt, auf welche ihre Bilder fallen; wir nehmen dann die Distanz wahr, indem wir uns in der Vorstellung der nicht erregten freien oder von differenten Eindrücken erregten sensibeln Punkte bewufst werden, also auf dieselbe Weise, unter derselben Bedingung, unter welcher nach WEBERS scharfsinniger Theorie die gesonderte Wahrnehmung zweier Eindrücke auf der Haut zustande kommt. Fallen zwei verschiedenfarbige Eindrücke auf zwei benachbarte Punkte, so werden wir zwei zusammenstofsende Objektpunkte von entsprechender Farbe wahrnehmen, eine Distanz zwischen ihnen aber auch nur dann, wenn ein unberührter oder in andrer Qualität erregter sensibler Punkt zwischen den berührten liegt. Aus dem gesagten geht schon hervor, dafs ein einzelner punktförmiger Lichteindruck nicht notwendig einen oder mehrere sensible Punkte ganz bedecken mufs, um wahrgenommen zu werden. Denn bei genügender Intensität des Lichtreizes würde die Erregung eines beliebigen Flächenabschnitts eines einzigen sensiblen Elements stets den gleichen Effekt wie diejenige der ganzen Fläche eines solchen auslösen müssen. Es wäre daher auch, wie WEBER besonders hervorhebt, ganz falsch, wenn man zur Bestimmung der Schärfe der räumlichen Wahrnehmung untersuchte, wie klein ein Bild auf der Netzhaut gemacht werden kann, ohne dafs es unsichtbar wird. Diese Untersuchung kann uns, wenn wir die Intensität des Eindrucks in Rechnung bringen, nur über die Gröfse der Empfindlichkeit der Netzhaut belehren, die Schärfe des Raumsinns können wir nur messen, wenn wir, wie bei der Haut, prüfen, wie weit zwei diskrete Lichteindrücke auf der Netzhaut einander genähert werden können, ehe sie zu einem einzigen zusammenfliefsen.

Die Schärfe des Raumsinns ist sehr ungleich an verschiedenen Stellen der Netzhaut, sie ist am gröfsten am gelben Fleck, an dem Teile also, welchen das Ende der Gesichtslinie berührt, und nimmt von dort aus nach allen Seiten gegen die *ora serrata* hin schnell und beträchtlich ab. Wir benutzen daher zum deutlichen Sehen nur jene bevorzugte Stelle, indem wir das Auge so drehen, dafs der zu betrachtende Gegenstand in die Verlängerung der Gesichtslinie, sein Bild auf den gelben Fleck zu liegen kommt. Einen Gegenstand fixieren heifst das Bild desselben auf den gelben Fleck einstellen. Nur auf die in seinen Bereich entfallenden Bilder pflegen wir unsre Aufmerksamkeit zu richten, die Bilder, welche das übrige Retinafeld einnehmen, bleiben meist unbeachtet, obwohl auch sie fortwährend empfunden werden, das ganze subjektive Sehfeld fortwährend ausgefüllt ist. Es ist sogar nicht leicht, die Aufmerksamkeit von dem fixierten Gegenstand abzulenken und einem Teil des seitlichen Gesichtsfeldes zuzuwenden; unwillkürlich

sind wir geneigt, mit der Aufmerksamkeit auch das Auge zu verwenden, um den Gegenstand, auf den wir erstere richten wollen, in die Verlängerung der Sehaxe zu bringen. Auch ohne subtile Prüfungen weiſs indessen jeder aus täglicher Erfahrung, wie klein bei völlig unverwandtem Auge der Teil des objektiven Sehfeldes ist, in welchem wir scharf und bestimmt die Gegenstände wahrnehmen, wie mangelhaft und undeutlich, gleichsam nebelhaft, die seitlich, ober- und unterhalb dieser beschränkten Stelle befindlichen Gegenstände erscheinen. Man schlage ein Buch auf und richte plötzlich unbefangen den Blick auf ein beliebiges Wort, so wird man, wenn man jede, auch die geringste Augenbewegung vermeidet, sich überzeugen, daſs zwar die ganze Seite und auch auſserhalb des Buches liegende Teile im Sehfeld vorhanden sind, wir aber nicht einmal das vorhergehende oder das zunächst auf das fixierte folgende Wort enträtseln können, weil es undeutlich mit verwaschenen Buchstaben erscheint. Nach WEBER würden die Buchstaben, welche man gleichzeitig bei momentaner Beleuchtung durch den elektrischen Funken, bei Ausschlieſsung also jeder Augenbewegung, deutlich erkennt, auf der Netzhaut nur einen Raum von 0,7 bis 1 mm einnehmen. Ein weiterer einfacher Versuch ist folgender. Man beschreibt auf einer horizontalen Ebene einen Halbkreis (mit der deutlichen Sehweite als Radius) und sticht auf demselben in dem Abstand von 5° Stecknadeln senkrecht ein. Bringt man nun das eine Auge (während das zweite geschlossen ist) so in die Ebene, daſs der Mittelpunkt des Halbkreises etwa mit dem Knotenpunkt des Auges zusammenfällt, und richtet es so, daſs eine der Nadeln in die Verlängerung der Augenachse trifft, so werden auſser dieser auch noch die beiden nächsten rechts und links in der Entfernung von 5° steckenden Nadeln deutlich gesehen, die um 10° von der fixierten Nadel entfernten erscheinen schon undeutlich, noch weiter entfernte liefern nur nebelhafte verwaschene Bilder, und solche, die über 30—40° von der in der Augenachse liegenden abstehen, werden gar nicht mehr wahrgenommen. Ähnliche Resultate erhält man, wenn man den Halbkreis vertikal stellt, nur daſs hier die Nadeln schon in etwas geringerem Winkelabstand von der fixierten nach oben oder unten ganz undeutlich und unsichtbar werden (VALENTIN). Mit Hilfe der dioptrischen Gesetze läſst sich nun leicht berechnen, wie groſs der Netzhautteil auf dem horizontalen und vertikalen Durchschnitt des Auges (durch die *macula lutea*) ist, welcher vollkommen scharfe Wahrnehmungen liefert und an welchem Punkte dieselben ganz aufhören. Da nach VALENTIN[1] die Nadeln bis zu 5° Abstand von der Sehachse zwar deutlich, aber nur bis zu 3° Abstand vollkommen scharf gesehen werden, so berechnet VALENTIN, daſs der Durchmesser der

[1] VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* Bd. II. Abth. 2. p. 161.

Netzhautstelle, welche deutliche Bilder liefert, 2—4 mm, derjenige, welche sie mit untadelhafter Schärfe gibt, nur 1,4 mm beträgt; ersterer soll gerade dem gelben Fleck, letzterer der *fovea centralis* entsprechen. Die Ursache dieses ungleichen Perceptionsvermögens verschiedener Netzhautpartien ist zum gröſsten Teil auf einen verschiedenen Entwickelungsgrad des Raumsinns innerhalb derselben, also auf verschiedene Zahl und Gröſse der Empfindungspunkte, zurückzuführen, und zu einem kleinen Teil auf die Mangelhaftigkeit des dioptrischen Apparats, welche das Zustandekommen eines scharfen Bildes auf der Netzhaut allerdings zwar in um so höherem Maſse behindert, je weiter der Richtungsstrahl des leuchtenden Objekts von der Sehachse abweicht, deren störender Einfluſs aber keinesfalls in solchem Maſse wächst, daſs er die schnelle und sehr erhebliche Abschwächung des Raumsinns nach der Peripherie der Netzhaut hin auch nur einigermaſsen genügend erklären könnte.[1]

Beide im vorstehenden erwähnten Versuchsverfahren genügen im allgemeinen wohl, um die Abnahme des Perceptionsvermögens nach der Netzhautperipherie hin prinzipiell zu konstatieren, nicht aber, wenn es sich darum handelt, die auch für die ophthalmologische Praxis in so vielfacher Hinsicht bedeutungsvolle Frage nach der Gröſse des Gesichtsfeldes exakt zu erledigen. Hierzu hat man sich des schon früher (s. o. p. 456) beschriebenen Perimeters zu bedienen, auf dessen stellbarem Gradbogen man bei fester Kopflage den Scheitelpunkt fixiert und ermittelt, wie weit ein helles Objekt, z. B. ein weiſses Papierquadrat auf matt schwarzem Grunde, je nach der Stellung des Gradbogens auf- oder abwärts, links oder rechts vom Fixationspunkte entfernt werden kann, ohne für die Wahrnehmung zu verschwinden. Die zahlreichen Beobachtungen, welche in dieser Richtung, seit A. v. Graefe[2] auf die praktische Wichtigkeit der zu lösenden Aufgabe aufmerksam gemacht hatte, veröffentlicht worden sind, haben übereinstimmend mit den spärlichen älteren Angaben zu dem Resultate geführt, daſs das im Raume projizierte Gesichtsfeld des unbewegten Einzelauges eine gröſsere horizontale als vertikale Ausdehnung besitzt, und ferner unterhalb und auswärts vom Fixationspunkt weiter als einwärts und unterhalb von demselben reicht, Daten, welche in der nebenstehenden, Aubert entlehnten, dem rechten Gesichtsfelde desselben entsprechenden Abbildung Fig. 149 ihren klarsten Ausdruck finden. Auf die Netzhaut selbst angewandt, würde die Zeichnung also bedeuten, daſs dem percipierenden Bezirk medianwärts, d. i. einwärts von der *fovea centralis*, die gröſste periphere Ausbreitung zukommt. Bezüglich der absoluten Zahlenwerte, welche die ver-

[1] Vgl. Aubert u. Forster, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 1. — Aubert, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 237. — Dobrowolsky u. Gaine, Pfluegers *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 411.
[2] A. v. Graefe, *Arch. f. Ophthalm.* 1856. Bd. II. Abth. 2. p. 258.

schiedenen Untersucher[1] erhalten haben, beschränken wir uns auf die den horizontalen und den vertikalen Meridian betreffenden, und verweisen dieserhalb auf die beigefügte chronologisch geordnete Zusammenstellung.

	horizontal	vertikal
Venturi	135°	112°
Th. Young	150°	120°
Purkinje	160°	140°
Aubert	145°	100°
Foerster	130°	110°
Uschakoff	137—142°	114—120°
Reich	149°	129°
Schoen	145°	120—125°
Landolt	150°	125°
Liévin	139°	117°

Ein Vergleich dieser Zahlen mit den oben von Weber und Valentin für den Umfang des empfindlichsten Flecks der Retina berechneten ergibt unmittelbar, wie klein der letztere im Verhältnis zur gesamten Netzhautfläche ist.

Die zum Teil nicht unerheblichen Differenzen der angeführten Maſse beruhen im wesentlichen wohl auf individuellen Eigentümlichkeiten, zumal die geprüften Augen keineswegs in allen Fällen dioptrisch gleich beschaffen waren. Während Uschakoffs und Reichs Mittelwerte nur aus Beobachtungen an normalsichtigen emmetropischen Augen berechnet sind, basieren diejenigen von Liévin auf Messungen an Augen mit sehr verschiedenartigen Refraktionszuständen, und zwar von 48 myopischen (kurzsichtigen), 41 hypermetropischen (überweitsichtigen) und nur 10 emmetropischen. Auſserdem hat aber auch die Gröſse des individuellen Gesichtsfeldes eine keineswegs absolute Konstanz, sondern vergröſsert sich im allgemeinen sowohl infolge fortgesetzter Übung, als auch bei gewissen Stellungsänderungen des Auges, welche dasselbe dem den Lichtzutritt hemmenden Einflusse des Nasenrückens, der Augenbrauen und Lider entziehen, als auch nach v. Hippel[2] bei subkutanen Injektionen verdünnter Strychninlösungen in die Schläfegegend. Wie groſs der Einfluſs des zweiten hier aufgeführten Moments für Auberts (rechtes) Auge ist, zeigt die schraffierte Zone der Fig. 149. Sucht man nach einer Erklärung für diese Thatsachen, so gelangt man zu der Anschauung, daſs die äuſserste Zone unsrer Retina eine nicht unbeträchtliche Zahl in lähmungsartigem Zustande befindlicher Perceptionsapparate enthält, welche nur dann zu einer merklichen Aktion er-

Fig. 149.



[1] Young, *Philosoph. Transact.* 1801. p. 44. — Purkinje, *Beobacht. u. Vers. z. Phys. d. Sinne.* Berlin 1825. Bd. II. p. 6. — Uschakoff, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 454. — Reich. *Matériaux servants à définir les limites du champ visuel.* St. Pétersbourg. — Schoen, *Die Lehre vom Gesichtsfeld und seinen Anomalien.* — Landolt, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. Graefe u. Th. Saemisch. Bd. III. Abth. 1. p. 58 u. 71. — Liévin, *Üb. d. Gröſse u. Begrenzung d. norm. Gesichtsfeldes.* Inaugural-Dissert. Königsberg 1877.

[2] v. Hippel, *Üb. d. Wirkung d. Strychnins auf das norm. u. kranke Auge.* Berlin 1873.

weckt werden, wenn sie entweder öfter in Gebrauch gezogen, oder durch stärkere Lichtreize als gewöhnlich angesprochen, oder endlich künstlich, wie vermutlich durch das injizierte Strychnin, in einen Zustand gesteigerter Erregbarkeit versetzt werden.[1]

So einfach das vorhin ausgesprochene WEBERsche Prinzip lautet, nach welchem wir ein Maſs für die Schärfe des Raumsinns eines bestimmten Teiles der Netzhaut auf experimentellem Wege gewinnen können, so ist doch die Ausführung der darauf begründeten Versuche, besonders aber die weitere Deutung der erhaltenen Werte, ihre Beziehung zur Gröſse der musivischen Elemente der Netzhaut mit Schwierigkeiten und Unsicherheiten verknüpft. Ist auch der Grundsatz unantastbar, daſs die kleinste wahrnehmbare Distanz zweier Netzhauteindrücke ein Maſs für die Schärfe des Raumsinns abgibt, so ist doch diese Distanz selbst im einzelnen Fall schwer mit absoluter Schärfe zu bestimmen und fraglich, ob dieselbe ohne weiteres dem Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut gleich gesetzt werden darf. WEBERS Versuchsverfahren ist folgendes. Er bestimmte, wie weit zwei weiſse Parallellinien auf schwarzem Grunde durch einen ihrem Durchmesser gleichen Zwischenraum getrennt vom Auge entfernt werden dürfen, ohne zu einer scheinbar einfachen zu verschmelzen. Aus dem mikrometrisch genau gemessenen Minimalabstand der Entfernung der Linien vom Auge wurde sodann nach den Regeln der Dioptrik unter Zugrundelegung der für ein mittleres Auge festgesetzten Werte die zugehörige Distanz der beiden Netzhautbilder der weiſsen Linien berechnet. WEBER fand auf diese Weise für den gelben Fleck eines normalen Auges die kleinste wahrnehmbare Distanz dieser Netzhautbilder 0,00119—0,00148‴ oder 2—3 μ. Es ist also nach ihm bei den schärfsten Augen der Raumsinn auf dem am feinsten fühlenden Teile der Netzhaut in der Gegend der Augenachse unter sehr günstigen Umständen ungefähr 840 mal feiner als an den Fingerspitzen und 420 mal feiner als an der Zungenspitze; bei minder scharfen Augen etwa 400—600 mal schärfer als an ersteren und 200—300 mal schärfer als an letzterer. Andre Beobachter[2] hatten nach andern oder derselben Methode meist etwas gröſsere Werte für die kleinste wahrnehmbare Distanz gefunden, besonders hohe bei seinen früheren Versuchen VOLKMANN, nach welchem zwei Spinnwebfäden auf weiſsem Grund aufhörten doppelt zu erscheinen, wenn sie weiter als 0,00477‴ (10 μ), zwei schwarze Linien auf weiſsem Grund, wenn sie weiter als 0,00348‴ (7 μ) einander genähert wurden. Allein gerade VOLKMANN hat erstens diese ursprünglichen Werte nachträglich bedeutend reduziert, zweitens

[1] Vgl. PURKINJE, *Beobacht.* etc. Bd. II. p. 7. — A. v. GRAEFE, *Arch. f. Opthalm.* 185[illegible] Bd. II. Abth. 2. p. 258. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 255, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, [illegible] ausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. II. p. 593. — LIÈVIN, a. a. O.

[2] Vgl. darüber HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 218.

achzuweisen gesucht, dafs sie nicht als direkte Ausdrücke für die chärfe des Raumsinns gelten dürfen, drittens dafs dieselben durch bung in erheblichem Mafse verkleinert, die Schärfe des Raumnns des Auges demnach in gleicher Weise wie die des Ortssinns er Haut verfeinert werden kann, mithin die Differenzen in den esultaten verschiedener Beobachter zu einem grofsen Teil auf verhiedenen Graden der Übung der betreffenden Augen beruhen. Bei OLKMANNS neueren an 17 verschiedenen Personen angestellten Verachen schwankte die kleinste erkennbare Distanz des Netzhautbiles zweier schwarzer Parallellinien auf hellem Grund zwischen 2,4 . 7,7 μ, betrug im mittel 4,2 μ. Wurden bei einer und derselben erson das Mittel aus je hundert hintereinander angestellten Verachen gezogen und die Mittelwerte einer Reihe sich folgender Verachscenturien verglichen, so ergab sich eine regelmäfsige allmähliche bnahme dieser Werte, also eine regelmäfsig mit der Übung wachende Verfeinerung des Raumsinns; in einem Fall wurde z. B. die leinste Distanz im Verlauf von 8 Versuchscenturien auf weniger ls die halbe Gröfse reduziert. VOLKMANN behauptet nun aber weiter, afs allen Bestimmungen der Schärfe des Raumsinns, bei welchen ie kleinste wahrnehmbare Distanz der Netzhauteindrücke unter der oraussetzung vollkommen scharfer Netzhautbilder berechnet werde, in konstanter Fehler anhafte, welcher auf der Vernachlässigung der tets vorhandenen Irradiation beruhe und die gesuchte Minimalistanz beträchtlich zu grofs ausfallen lasse. Da die stets vorhanenen, auch bei vollkommener Akkommodation durch die Asymetrie der brechenden Flächen bedingten Zerstreuungskreise der hwarzen Linien in den hellen Zwischenraum übergreifen, so dürfe an als kleinste wahrnehmbare Distanz nur den von den Zerstreuungsreisen freien Zwischenraum in Rechnung bringen, müsse also von en nach WEBER berechneten Werten den Durchmesser eines erstreuungskreises abziehen. VOLKMANN hat die Gröfse der erstreuungskreise bei denselben Personen unter denselben Verhältissen, unter denen die kleinste wahrnehmbare Distanz bestimmt urde, direkt gemessen und bei jenen 17 Personen im mittel = 2 μ efunden; es wäre folglich die kleinste erkennbare Distanz im mittel ur 2,2 μ, nicht, wie oben angegeben, 4,2 μ, demnach nur halb o grofs, als bei vernachlässigter Irradiation. In einem Fall wurde ler Minimalwert durch Abzug der Zerstreuungskreise sogar auf 0,5 μ reduziert.

Die steigende Verkleinerung des Retinabildes kann man in doppelter Weise erzielen, entweder dadurch, dafs man die parallelen Drähte durch feine Schraubenvorrichtungen einander näher und näher bringt, also durch Verkleinerung des Objekts selbst, oder zweckmäfsiger noch auf optischem Wege mittels des VOLKMANNschen Makroskops, einer Sammellinse von 15—50 mm Focus, welche, in einem geschwärzten ausziehbaren Metallrohre befestigt, auf einem Stativ auf und nieder bewegt werden kann. Dieselbe entwirft von dem Objekte O ein Luftbild b, welches aus verschiedenen willkürlich durch Aus-

ziehen des Rohrs zu regulierenden Entfernungen W betrachtet werden kann. Ist E die Distanz des Objekts o von der Linse, e diejenige des Luftbildes b von derselben, so ist die Gröfse von b gegeben durch die Formel $\frac{e \cdot o}{E}$, die Tangente des Gesichtswinkels von b aber $= \frac{b}{W}$. Hat E einen sehr viel gröfseren Wert als die Brennweite der Linse f, so kann man f ohne Bedenken e gleichsetzen, wodurch denn die Tangente des Gesichtswinkels $= \frac{o \cdot f}{W \cdot E}$ wird. Auf einem andren Wege als VOLKMANN hat CL. DU BOIS-REYMOND[1] den eben noch warnehmbaren Abstand zweier Retinabilder bestimmt. Er liefs helles Tageslicht durch eine mit zahlreichen feinen gleichweit voneinander entfernten Öffnungen versehene Staniolplatte in sein Auge fallen und suchte denjenigen Abstand derselben von letzterem auf, bei welchem die einzelnen Löcher eben noch scharf in gesonderten Bildern wahrgenommen werden konnten. Hierbei fand sich, dafs die Grenze der Unterscheidbarkeit erreicht war, wenn die Zahl der im Retinabilde zusammengedrängten Lichtpunkte der halben Zapfenzahl der Netzhautgrube entsprach, eine völlige Verschmelzung der in Quinkunxordnung gestellten Punkte zu kontinuierlichen Lichtlinien aber erfolgte, wenn bei gröfserem Objektabstande die Anzahl der diskreten Einzelreize und diejenige der Foveazapfen (ca. 150 auf 0,01 qmm) einander nahezu deckten. Ob hieraus geschlossen werden kann, dafs die Seheinheit durch die histologische Einheit des Zapfens und der kleinste wahrnehmbare Abstand durch das Querschnittsmafs einer solchen (Aufsen- oder Innenglied?) dargestellt werde, bleibt indessen zweifelhaft (s. u.).

Es kann nicht fraglich sein, dafs in der Irradiation der Lichtreize eine Fehlerquelle verborgen liegt, welche bei einer Bestimmung der kleinsten wahrnehmbaren Distanzen in Betracht zu ziehen ist; es bleibt dagegen sehr zweifelhaft[2], ob die Irradiationsgröfse wirklich eine solche Konstanz besitzt, wie sie VOLKMANN im Grunde doch nur voraussetzt, und wie sie freilich durchaus erfordert wird, wenn das von ihm geübte Subtraktionsverfahren ein richtiges Ergebnis liefern soll. VOLKMANN ermittelt dieselbe dadurch, dafs er zwei Parallellinien auf hellem oder dunklem Grunde, z. B. zwei dünne Silberdrähte von 0,05 mm Breite (b) auf hellem oder dunklem Grunde, so lange einander nähert, bis dem Beobachter die Distanz d zwischen beiden eben so grofs erscheint wie die Breite b; die Differenz $d - b = z$ ist ihm die gesuchte Irradiationsgröfse, und wird von der in einem besonderen zweiten Versuche gefundenen kleinsten wahrnehmbaren Distanz d' abgezogen. Hierbei macht jedoch VOLKMANN die unerwiesene Annahme, dafs die Irradiation das Urteil des Beobachters beidemal trotz der Verschiedenartigkeit der zu lösenden Aufgabe in ganz gleichem Mafse beeinflufst, eine Annahme, deren Berechtigung wir schon deshalb für anfechtbar erklären müssen, weil nach VOLKMANNS eignen, von AUBERT bestätigten Unter-

[1] CL. DU BOIS-REYMOND, *Üb. d. Zahl d. Empfindungskreise in der Netzhautgrube.* Dissert. Berlin 1881.

[2] Vgl. AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 222 u. fg., u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. II. p. 583, u. O. FUNKE, dieses Lehrb. IV. Aufl. p. 367 u. fg.

suchungen die Irradiationsgröfse z mit der Gröfse der Netzhautbilder und zwar in entgegengesetzter Richtung variiert und darum eine Modifikation derselben auch zu erwarten steht, wenn sich die ebenfalls als Bildobjekt aufzufassende Liniendistanz und mithin die auch dieser eigentümliche Irradiation verändert. Wir müssen somit schliefsen, dafs eine genaue Mafsbestimmung der kleinsten wahrnehmbaren Distanz wegen der unberechenbaren Ausbreitung des Lichtreizes auf der Retina sei es durch Irradiation, sei es, was ebenfalls in Betracht kommen könnte, durch Miterregung der Nachbarschaft (s. o. p. 486) unausführbar ist.

Die Untersuchung der zentralen Sehschärfe ist für die Augenheilkunde von hoher Wichtigkeit. Da sie jedoch niemals die absolute, sondern stets nur die relative Sehschärfe, d. h. die Abweichung von der Norm festzustellen beabsichtigt, so genügt es ihr zu erfahren, wie klein ein bestimmtes Retinabild bei normal beanlagtem Auge sein darf, um in seinen Details richtig aufgefafst zu werden. Buchstaben oder überhaupt irgend welche Zeichen von bestimmter Gröfse und Form in bestimmter Entfernung deutlich erkannt geben ihr daher einen völlig befriedigenden Aufschlufs über den Grad der vorhandenen Sehschärfe. Selbstverständlich müssen etwa vorhandene Refraktionsanomalien berücksichtigt und durch zweckentsprechende Verwendung passender Brillengläser korrigiert werden. Denn offenbar wird ein Kurzsichtiger z. B. trotz normaler Sehschärfe eine bestimmte Druckschrift mit unbewaffnetem Auge nicht in derselben Entfernung entziffern können, in welcher dies vermöge der abweichenden Strahlenbrechung von einem Normalsichtigen geschieht. Genauere Angaben über die in der Praxis üblichen Methoden der Sehschärfenbestimmung, die sogenannte Eidoptometrie, gehören nicht hierher, sondern müssen in den Handbüchern der Augenheilkunde [1] eingesehen werden.

Die aufserordentlich rasche Abnahme der Schärfe des Raumsinns vom gelben Fleck nach dem Rande der Retina hin ist Gegenstand sorgfältiger Beobachtungen von VOLKMANN, AUBERT und FOERSTER, DOBROWOLSKY und GAINE gewesen.[2] Berücksichtigt man die Korrekturen, welchen DOBROWOLSKY und GAINE die von AUBERT und FOERSTER gefundenen Zahlen unterzogen haben, so herrscht allgemeine Übereinstimmung darüber, dafs die Abnahme der Sehschärfe vom Zentrum nach der Peripherie anfänglich am raschesten, dann langsamer und gleichmäfsiger erfolgt. Nach DOBROWOLSKY und GAINE liegt der Bezirk des schnellsten Abfalls noch ganz im Bereich der *macula lutea*, an deren Rand die Sehschärfe nur noch $^1/_3$—$^1/_4$ der zentralen beträgt, während sie bei geübten Augen für je 20° Bogenabstand auf dem inneren Quadranten der Netzhautperipherie progressiv nur um die Hälfte, auf den übrigen Quadranten durchschnittlich etwa um den $2^1/_2$fachen Wert absinkt. Ausgenommen sind hier

---

[1] Vgl. z. B. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. v. A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. 1874. Bd. III. p. 1—19.

[2] VOLKMANN, R. WAGNERs *Handwörtb.* Bd. III. Abth. 1. p. 333. — AUBERT u. FOERSTER, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 1. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* 1865. p. 237. — DOBROWOLSKY u. GAINE, PFLUEGERs *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 411. — Vgl. aufserdem BURCHARDT, *Internationale Sehproben zur Bestimmung der Sehschärfe u. Sehweite.* 1871. p. 21. — LANDOLT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. 1874. Bd. III. p. 1.

die äufsersten Zonen der Netzhaut, wo die Sehschärfe wieder in einem schnelleren Verhältnis abnimmt.

In einem $3^1/_2$ Monate lang geübten Auge war die Sehschärfe nach Dobrowolsky und Gaine in 20° Bogenabstand nach einwärts vom Zentrum auf $^1/_{10}$, in 40° auf $^1/_{20}$, in 60° auf $^1/_{40}$, in 70° auf $^1/_{700}$, nach auswärts im Zentrum in 20° Bogenabstand auf $^1/_{10}$, von 40° auf $^1/_{30}$, von 55° auf $^1/_{70}$, nach unten und oben vom Zentrum in 20° Bogenabstand auf $^1/_{20}$, in 40° auf $^1/_{50}$ und in 45 bis 50° auf $^1/_{80}$ gesunken.

Die verschiedenen Meridiane der Netzhaut verhalten sich nach den Angaben der meisten Beobachter in bezug auf die Abnahmegeschwindigkeit der Sehschärfe ungleich, nur darüber bestehen wohl aus individuellen Eigentümlichkeiten zu erklärende Widersprüche, welchem der Netzhautmeridiane die gröfste, welchem die kleinste Abnahmegeschwindigkeit zukommt. Nach den Untersuchungen von Aubert und Foerster stumpft sich die Sehschärfe schneller ab in der Richtung der vertikalen Meridiane als in derjenigen der horizontalen, am langsamsten nach der äufseren (Schläfen-) Seite der Netzhaut hin. Erwähnung verdient endlich noch, dafs der Einflufs der Übung auf die peripherische Sehschärfe viel erheblicher als auf die zentrale ist. Nach den Tabellen von Dobrowolsky und Gaine konnte sie in 45° Abstand von der *fovea centralis* durch methodisch wiederholte $3^1/_2$ monatliche Prüfungen von $^1/_{200}$ auf $^1/_{20}$, also um den 10fachen Betrag, in einem Abstand von 38° dagegen nur um den 4fachen, von $^1/_{70}$ auf $^1/_{17}$, und in einem Abstand von 30° sogar nur von $^1/_{30}$ auf $^1/_{15}$, also nur noch um den doppelten Betrag gesteigert werden. Wir werden diese Erfahrungen kaum anders deuten dürfen, als dafs die peripheren Zonen der ungeübten Retina mit Perceptionsorganen von geringerer Leistungsfähigkeit als die zentralen versehen sind, durch öfteren Gebrauch indessen eine Vervollkommnung ihrer Funktion erfahren können. Je näher die percipierenden Organe der *ora serrata* liegen, und je seltener demnach ihre Benutzung zu Sehzwecken ist, in desto tieferem Schlummer befinden sich die ihnen inwohnenden Fähigkeiten, desto gröfser ist aber auch die Differenz ihrer Leistungen im geübten und ungeübten Zustande.

Der im ganzen regelmäfsig progressive Abfall, welchen die Sehschärfe zwischen *fovea centralis* und *ora serrata* erleidet, wird an gewissen Punkten, an welchen die gesamte Perceptionsfähigkeit der Retina verloren geht und somit auch die Sehschärfe auf Null herabsinkt, plötzlich unterbrochen. Es sind dies die sogenannten blinden Flecke der Retina, unter denen der bedeutendste der Eintrittsstelle des Opticus entspricht und seit Mariotte[1] bekannt ist, eine Anzahl kleinerer zuerst von Coccius[2] nachgewiesen worden ist und von ihm durch die Einlagerung gröfserer Blutgefäfse in die Netzhautsubstanz

[1] Mariotte, *Philosophical Transactions*. 1868. Vol. III. p. 668.
[2] Coccius, *Glaucom, Entzünd. u. d. Autopsie d. Auges*. Leipzig 1859. p. 42. — Aubert u. Foerster, *Arch. f. Ophthalm.* 1857. Bd. III. Abth. 2. p. 32.

erklärt wird. Der MARIOTTEsche Fleck verdankt seine Existenz dem Umstande, dafs die lichtpercipierenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, wie bereits früher geschildert, der *papilla nervi optici* fehlen, die von COCCIUS entdeckten der Lichtabsorption durch das Blut, welches die hinterwärts gelegenen Stäbchen und Zapfen beschattet. Wir geben zunächst den einfachsten Versuch, welcher die Existenz des MARIOTTEschen Flecks[1] beweist und zugleich zu Bestimmungen seiner Lage im Auge benutzt werden kann. Schliefst man das linke Auge, hält das rechte senkrecht über den linken

Fig. 150.





schwarzen runden Fleck der beistehenden Figur (welche so zu halten ist, dafs die Verbindungslinie der drei Objekte der Verbindungslinie beider Augenmittelpunkte parallel ist) und nähert das Auge, während man diesen Fleck unverwandt fixiert, seine Aufmerksamkeit aber auf das seitlich im Sehfeld erscheinende schwarze Kreuz richtet, allmählich dem Papier, so wird bei einem gewissen Abstand des Auges vom Papier (15 cm) das Kreuz unsichtbar, während der weiter nach rechts im Sehfeld vorhandene rechte runde Fleck sichtbar bleibt. Nähert man das Auge noch weiter oder entfernt es wieder, oder verrückt man den Fixationspunkt, was bei Augen, welche nicht geübt sind die Aufmerksamkeit vom Fixationspunkt abzulenken, leicht unwillkürlich geschieht, so taucht das Kreuz im Sehfeld wieder auf. Schliefst man das rechte Auge, so verschwindet das Kreuz dem linken, wenn dasselbe den äufsersten rechten Punkt aus gleicher Entfernung fixiert. Ohne Einflufs auf das Gelingen des Versuchs ist, ob die Stelle des Kreuzes, wie in der Abbildung der Fall, durch ein schwarzes Objekt oder ob dieselbe durch ein hellleuchtendes eingenommen wird. Selbst eine Kerzenflamme oder der Mond, oder gar das von einer Sammellinse entworfene blendende Sonnenbild (A. FICK und P. DU BOIS-REYMOND) sind zum Verschwinden zu bringen. Obwohl wir erst unten vom Sehen mit zwei Augen handeln werden, wird doch das folgende verständlich sein. Haben wir den obigen Versuch mit dem rechten Auge angestellt, so wird das verschwundene Kreuz augenblicklich wieder sichtbar, sobald wir das linke Auge öffnen und den Punkt binokular fixieren,

[1] Vgl. E. H. WEBER, *Berichte d. k. S. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1852. p. 85 (149). — HANNOVER, *Beitr. z. Anat. u. Physiol., Pathol. d. Auges.* Leipzig 1852. p. 96. — VOLKMANN, R. WAGNERS *Handwörtb. d. Physiol.* Bd. III. Abth. 1. p. 271, u. *Ber. d. k. S. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1853. p. 27. — A. FICK u. P. DU BOIS-REYMOND, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 396. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 209 u. 575. — V. WITTICH, *Arch. f. Ophthalm.* 1863. Bd. IX. Abth. 3. p. 1. — O. FUNKE, *Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg.* Bd. III. Heft 3. p. 1. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut*, p. 257, u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. II. p. 595.

es bleibt dabei das Kreuz für das rechte Auge unsichtbar, wird aber vom linken gesehen. Legt man die flache Hand senkrecht zur Gesichtsfläche mit einem Rande so an die Nase, dafs sie eine undurchsichtige Scheidewand zwischen den Sehfeldern beider Augen bildet, und fixiert nun, während man sich allmählich mit dem Gesicht dem Papier nähert, mit beiden Augen das mittlere Kreuz, so kommt man zu einem Abstand, wo sowohl der rechte wie der linke schwarze Punkt unsichtbar wird, indem das Bild des linken auf die blinde Stelle des linken, das des rechten auf die blinde Stelle des rechten Auges fällt. Die Scheidewand verhindert, dafs der rechte Punkt auf einer empfindlichen Stelle des linken Auges, und umgekehrt, sich abbildet. Entfernen wir die Scheidewand, so kommen augenblicklich beide Punkte zum Vorschein.

Dafs die blinde Stelle jedes Auges wirklich die Eintrittsstelle des Sehnerven ist, läfst sich beweisen. Fixieren wir unter den oben angegebenen Bedingungen mit dem rechten Auge den linken runden Fleck, d. h. stellen wir das Auge so, dafs sein Bild die Mitte des gelben Flecks deckt, so mufs, wie sich aus den Gesetzen der Dioptrik ergibt, das Bild des Kreuzes auf eine nach innen vom gelben Fleck gelegene Netzhautstelle fallen. Hat man das Auge genähert, bis das Kreuz verschwindet, und bestimmt bei diesem Abstand den Ort der Netzhaut, welchen die Richtungslinie des Kreuzes trifft, so ergibt sich, dafs das Bild desselben auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt. Ein weiterer direkter Beweis hierfür ist von Donders mittels des Augenspiegels geführt worden: wirft man durch denselben das Bild einer Flamme auf die Eintrittsstelle des Sehnerven, so nimmt das betreffende Auge die Flamme nicht wahr. Ebenso lassen sich durch direkte Versuche Form und Gröfse des blinden Teils der Netzhaut bestimmen und so beweisen, dafs dieselbe genau dem anatomisch durch den Mangel der Stäbchen und Zapfen charakterisierten Bezirk des *colliculus nervi optici* entspricht. Nach Weber nimmt die unempfindliche Stelle im Sehfeld nahezu 6° ein, d. h. bei Betrachtung des Himmels z. B. fällt auf dieselbe ein Teil des Himmels von nahezu 6°, so dafs ein Abschnitt desselben nicht gesehen wird, auf dessen Durchmesser ungefähr 11 einander berührende Vollmonde Platz haben würden. Nach Listings Bestimmungen liegt die blinde Stelle vom Ende der Augenachse mit ihrem Innenrande 12° 37′5 nach der Nasenseite zu, mit dem entferntesten Punkte des Aufsenrandes 18° 33′4 ab, ihr Durchmesser beträgt mithin 5° 55′9, sie ist also 0,6897 Par. Linie breit, ihre Mitte 1, 8‴ vom Ende der Gesichtslinie entfernt. Hiermit stimmen mehr oder weniger die Angaben von Weber, Hannover, Griffin, Fick, P. du Bois-Reymond und v. Wittich, es stimmen dazu aber auch die Resultate der Messungen der Lage und des Durchmessers der Eintrittsstelle des Opticus. Weber fand den Durchmesser derselben 0, 93‴, den Abstand ihrer Mitte von der *macula lutea* 1, 69‴. Eine vortreffliche Methode, die Form der blinden Stelle für jedes Auge direkt zu bestimmen, hat Hannover angegeben. Man zeichnet auf ein weifses Papier, welches sich etwa 8—10″, von dem Auge befindet, einen schwarzen Punkt, welchen dasselbe unverwandt fixiert, und füllt dann mit einer in Tinte getauchten Feder alle diejenigen seitlich gelegenen Teile des Papiers aus, auf denen man die Federspitze herumführen kann, ohne dafs sie sichtbar ist. Es stellt sich bei diesem Verfahren heraus, dafs die blinde Stelle in den meisten Augen die Form eines aufrechtstehenden Ovals hat, zuweilen eckig ist. Die vorspringenden Ecken entsprechen den Anfängen der stärkeren Gefäfsstämme, welche aus dem *colliculus nervi optici* in die Retinaebene umbiegen. Hannover gibt ferner an, dafs, wenn man eine horizontale Linie durch den fixierten Punkt und die gezeichnete Projektionsfigur des blinden Flecks zieht, letztere in einen untern viel kleinern und einen obern viel gröfsern Teil zerschnitten wird, der Mittel-

unkt also höher als der Fixationspunkt liegt, woraus bei der Umkehrung der Bilder auf der Netzhaut folgt, dafs der Mittelpunkt der Eintrittsstelle des Sehnerven beträchtlich unterhalb der durch die Gesichtslinie gelegten Horizontalebene liegt. Das scheint indessen nicht bei allen Augen gleich, bei einigen sogar umgekehrt zu sein. Nach HANNOVER und VOLKMANN ist häufig der blinde Fleck im linken Auge von etwas gröfserem Horizontaldurchmesser als der des rechten Auges bei demselben Individuum.

Während die Thatsache selbst, dafs die Eintrittsstelle der Sehnerven keinerlei Lichtempfindung vermittelt, vollkommen feststeht, ist die Beeinflussung der Gesichtswahrnehmungen durch den blinden Fleck noch immer Gegenstand der Diskussion. Darüber freilich, dafs der anatomischen Lücke unsrer Netzhaut kein Loch im subjektiven Sehfelde entsprechen kann, dürfte wohl unmöglich zu streiten sein. Denn von jener Stelle aus gelangt eben nichts zur Empfindung, und um von einer Nichtempfindung eine sinnliche Vorstellung zu bilden, fehlt jede Fähigkeit. Überdies verbindet sich dem peripheren Endapparat der Retina noch der zentrale im Gehirn, und die Kontinuität der Raumanschauung, welche der letztere *a priori* produziert, kann in keinerlei Weise gestört werden, mögen nun die der Anlage nach gegebenen empfindungvermittelnden Punkte in der Peripherie eng aneinander grenzen, oder durch noch so weite Strecken voneinander getrennt sein. Immer müssen, um in der Sprache der WEBERschen Hypothese zu reden, zwei Eindrücke, welche zwei beliebige diametral am Rand der *papilla n. optici* gegenüberliegende Punkte treffen und erregen, so zusammenfliefsen, als ob sie zwei unmittelbar aneinander grenzende Empfindungskreise getroffen hätten. Zweifelhaft ist indessen, was geschieht, wenn Bilder von Gesichtsobjekten teilweise in das Gebiet des blinden Flecks fallen.

Denken wir uns als einfachsten Fall das Bild einer weifsen Linie auf schwarzem Grunde so auf die Netzhaut geworfen, dafs die Linie die blinde Stelle quer durchschneidet und nur ihre beiderseitigen Enden diesseits und jenseits über den Rand der fraglichen Stelle in die empfindliche Region hineinragen, so sollte man erwarten, dafs die Linie um das ganze Stück, welches auf der blinden Stelle sich abbildet, verkürzt erschiene, möglicherweise bis fast zum Punkt, wenn ihre Enden jederseits gerade nur einen sensiblen Elementarteil der Netzhaut erreichten. Daraus würde weiter folgen, dafs diese beiden Enden, wenn sie durch den Ausfall des Zwischenstücks in der Wahrnehmung zusammengeschoben würden, auch ihren scheinbaren Ort ändern, das rechte gegen das linke oder das linke gegen das rechte, oder beide gleichmäfsig gegeneinander gerückt werden müfsten. Eine derartige Kontraktion des Sehfeldes haben fast alle Beobachter bei der direkten Prüfung der Gesichtswahrnehmungen vermifst. Fällt das Bild einer Linie so auf die Netzhaut, dafs ihr eines Ende in den blinden Fleck hineinragt, so erscheint sie allerdings um das betreffende Stück verkürzt; schneidet sie dagegen den blinden Fleck so, dafs ein mittleres Stück von ihr

ausfällt, so erscheint sie nach VOLKMANN und WEBER trotzdem als kontinuierliche Linie, und zwar unverkürzt, ihre Enden daher noch an demselben Ort, an welchem sie ohne Gegenwart der unempfindlichen Stelle erscheinen würden. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich nach WEBER befriedigend, wenn man berücksichtigt, daſs wir, wie unten genauer zu besprechen ist, über den Ort eines Objektpunkts, über die Richtung, in welcher ein solcher dem Netzhautpunkte, auf welchem er sich abbildet, gegenüberliegt, mit Hilfe des bewegten Auges, d. h. durch eine Auslegung der Muskelgefühle, welche diese Bewegung begleiten, zu urteilen gelernt haben. Auf diesem Wege haben wir auch gelernt, daſs ein Objektpunkt, der sich auf einem bestimmten sensiblen Randpunkte am blinden Fleck abbildet, um eine bestimmte Strecke von seinem Gegenüber entfernt ist, weil wir die Erfahrung gemacht haben, daſs wir das Auge um eine bestimmte Gröſse drehen müssen, um einen Eindruck aus der Richtung, welche dem einen Randpunkte entspricht, in diejenige zu bringen, welche dem gegenüberliegenden entspricht. Haben wir nun aber mit dem bewegten Auge die Eindrücke der sensiblen Randpunkte am blinden Fleck richtig lokalisieren gelernt, nehmen wir demzufolge in obigem Beispiel den richtigen Abstand der beiden Endpunkte der weiſsen Linie, deren mittleres Stück den blinden Fleck schneidet, wahr, so kann nach WEBER die Ergänzung dieses nicht empfundenen mittleren Teils derselben zwischen den empfundenen und in richtigem Abstand gehaltenen Enden nur auf einer Thätigkeit der Vorstellung beruhen. Die Vorstellung verlängert die beiden Linienenden nach innen bis zur Verschmelzung, und so ergänzt nach WEBER die Vorstellung den Zusammenhang der Dinge, welche in die nicht sichtbare Region des Sehfeldes hineinragen, stets so, wie es am einfachsten und wahrscheinlichsten ist.

Gegen den ersten Teil der WEBERschen Darlegung wird sich kaum etwas Erhebliches erinnern lassen, obschon v. WITTICH und O. FUNKE im Widerspruch mit derselben und zugleich im Widerspruch mit allen übrigen Beobachtern der erstere konstant, der letztere wenigstens unter Umständen das Sehfeld um so viel verkleinert finden wollen, als es die Projektion des Opticusquerschnitts erfordere.

Der Kardinalversuch, auf welchem sich beide berufen, ist von VOLKMANN angegeben. Man ordne 9 Buchstaben in folgender Weise

a	b	c
d	e	f
g	h	i

und betrachte dieselben monokular bei einer solchen Stellung des Auges, daſs e sich auf dem blinden Fleck abbildet; dann verschwindet e; von den übrigen Buchstaben sollen aber nach v. Wittich und O. Funke d und f, ebenso b und h aneinander rücken, so daſs die Reihen adg, abc, cfi und ghi nach innen konvex erscheinen. Nur dann sah O. Funke adg in gerader Linie geordnet, wenn er durch den ideellen Fixationspunkt eine gerade zu adg parallele Linie gezogen und dadurch, wie er meinte, die Seele erst veranlaſst hatte, den thatsächlichen Parallelismus zwischen den Buchstaben und jener Linie zu respektieren, d also seinen richtigen Ort anzuweisen. Volkmann, Aubert, Helmholtz, denen auch wir uns unbedingt anschlieſsen müssen, finden dagegen bei Einstellung des blinden Flecks auf e das wirkliche Lageverhältnis der äuſseren Buchstaben in keinem Falle gestört.

Gegen den zweiten Teil der von Weber befürworteten Auffassung lassen sich indessen, wie uns scheint, insofern begründete Zweifel erheben, als die imaginäre Ergänzung des wahrgenommenen Bildobjekts im Bereiche des teilweise von ihm gedeckten blinden Flecks höchst fraglicher Natur ist. Betrachtet man die Abbildung Fig. 151 monokular und läſst die unterbrochene Partie der unteren Linie und die mit einem Querstriche bezeichnete der oberen gleichzeitig auf die Eintrittsstelle des Opticus fallen, so rufen allerdings beide Objekte den nämlichen Eindruck hervor. Mit Bestimmtheit

Fig. 151.



aber zu sagen, daſs dieser Eindruck dem zweier kontinuierlichen Linien entspreche, ist wegen der Unklarheit der ganzen Wahrnehmung überhaupt kaum möglich. Ganz dieselbe Unbestimmtheit herrscht, wie wir mit Aubert und Helmholtz behaupten müssen, in bezug auf die eventuelle Ergänzung aller andren durch Volkmann und durch v. Wittich ersonnenen komplizierten Gesichtsproben (s. u.), und überdies sind wir unter normalen Verhältnissen kaum jemals aufgefordert Korrekturen eines Defekts vorzunehmen, welchen unsre Gesichtswahrnehmungen durch den Mariotteschen Fleck erleiden. Denn erstens werfen beim Sehen mit beiden Augen niemals die gleichen Punkte des objektiven Sehraums ihre Bilder auf die blinden Stellen beider Netzhäute, die eine Retina tritt also immer für die andre vikarierend ein, und zweitens benutzen wir das exzentrische Netzhautgebiet, welchem der Opticuseintritt angehört, niemals zum scharfen Sehen.

Wie weit Volkmann sich die Grenzen denkt, innerhalb deren unsre Einbildungskraft nach dem Prinzipe der gröſsten Wahrscheinlichkeit die Ausfüllung des vermeintlichen Sehfeldlochs vornimmt, ergibt sich aus folgenden von ihm mitgeteilten Beispielen. Legte er einen schwarzen und einen gelben Papierstreifen auf weiſsem Grund kreuzweise übereinander und brachte die Kreuzungsstelle auf den blinden Fleck, so erschien ihm das Kreuz vollständig, die Kreuzungsstelle indessen bald schwarz, bald gelb, nie weiſs. Die Vorstellung

beachtete aber bei ihm die Form des Kreuzes, welche sie wiederherstellte, und liefs sich dadurch auch bestimmen, nur die Farben der gekreuzten Streifen, von denen sie als gleichwahrscheinlich bald die eine, bald die andre wählte, zur Ausfüllung zu benutzen, nicht aber die Farbe des Grundes, obwohl ein beträchtlicher Teil der an den blinden Fleck grenzenden Netzhautteile auch von dieser eingenommen wird. Bezeichnete er ferner ein weifses Papier mit hirsekorngrofsen um je 1‴ voneinander entfernten Punkten, legte auf eine Stelle desselben eine kleine Scheibe so, dafs ihr Rand nirgends einen der schwarzen Punkte berührte, und sorgte dafür, dafs das Bild der Scheibe genau den blinden Fleck einnahm, so erschien ihm an der Stelle der verschwundenen Scheibe punktierter Grund, nicht rein weifser, obwohl die Randpunkte um den blinden Fleck nur von weifsen Eindrücken erregt sind. Die Vorstellung beachtet also nach Volkmann auch die entfernteren Teile des Gesichtsfeldes. Wurden weiter auf eine schwarze Scheibe nacheinander blaue Scheiben von verschiedenem Durchmesser so aufgelegt, dafs sie einen schwarzen Saum von verschiedener Breite frei liefsen, und fiel das Bild der blauen Scheiben auf den blinden Fleck, so erschien Volkmann die Lücke nur dann schwarz, wenn die Breite des schwarzen Saums mindestens $^1/_6$ des Durchmessers der blauen Scheibe betrug, bei schmäleren Säumen nebelhaft grau oder weifs. Legte Volkmann endlich eine farbige Scheibe auf Gedrucktes und brachte deren Bild auf den blinden Fleck, so erschien ihm die Lücke mit Schriftzeichen ausgefüllt, die geringe Deutlichkeit der Bilder in den Seitenteilen des Sehfeldes gestattete jedoch nicht die Buchstaben zu erkennen. In betreff aller dieser Versuche gilt das oben Gesagte. Zur Ergänzung und wohl auch zur Widerlegung desselben teilen wir hier nur noch eine durch v. Wittich hervorgehobene thatsächliche Erfahrung mit, aus welcher direkt folgt, dafs die Einbildungskraft die angebliche Lücke zuweilen durchaus nicht in der Art, wie es am einfachsten und wahrscheinlichsten ist, zu ergänzen vermag. Bringen wir den Kopf eines Menschen auf den blinden Fleck eines unsrer Augen, so ergänzt ihn die Einbildungskraft nicht, obwohl eine andre wahrscheinlichere Ergänzung gar nicht denkbar ist.

Dem Mariotteschen Fleck stehen die von Coccius nachgewiesenen blinden Retinabezirke an Gröfse erheblich nach. Für die Kontinuität des subjektiven Sehfeldes haben sie aus gleichen Gründen ebensowenig Bedeutung wie jener. Um ihre Existenz festzustellen, hat Coccius empfohlen, ober- und unterhalb einer von der Projektion des Mariotteschen Flecks bedeckten, irgendwie umgrenzten Papierfläche einen kleinen Strich als Signal anzubringen, zu beiden Seiten derselben dagegen eine fortlaufende Reihe von Punkten. Läfst man das Auge alsdann allmählich über die letzteren fortwandern, so beobachtet man beim Fixieren des einen oder andren derselben ein plötzliches Verschwinden sei es des oberen sei es des unteren Strichs, woraus unmittelbar folgt, dafs die von dem Bilde des betreffenden Signals eingenommene Retinapartie für Lichteindrücke ebenso unempfänglich ist, wie die Eintrittsstelle des Opticus selbst.

Die Abhängigkeit, welche den mitgeteilten Erfahrungen gemäfs zwischen Sehschärfe und anatomischem Bau der Netzhaut besteht, legt schliefslich die Frage nahe, welcher Art die anatomischen Grundlagen sind, auf denen der Raumsinn des Auges beruht, mit andern Worten, was wir unter den Empfindungskreisen zu verstehen haben, aus welchen wir uns die Retina mosaikartig zusammengesetzt denken

müssen. Eine befriedigende Antwort auf diese Frage wird immer nur mit Rücksicht auf dasselbe physiologische Gesetz zu geben sein, auf welches die entsprechende Antwort beim Tastsinn begründet war: eine und dieselbe Nervenfaser kann nicht gleichzeitig zwei Empfindungen erzeugen. Es kann demnach eine Retinaprovinz, welche nur von einer Opticusfaser versorgt wird, immer nur eine einfache Empfindung erzeugen, soviel Eindrücke auch gleichzeitig auf sie gemacht werden; es kann also auch nicht mehr als ein Empfindungskreis in den Verbreitungsbezirk derselben Opticusfaser fallen. Dürfen wir nun, und daran ist kein Zweifel mehr, die Stäbchen und Zapfen als die Apparate betrachten, auf welche die Lichtwellen wirken müssen, um überhaupt eine Opticusfaser zu erregen, so müssen wir annehmen, daſs die Gröſse und Gestalt der Empfindungskreise durch die Zahl der Zapfen und Stäbchen, in welchen je eine Opticusfaser endigt, bestimmt werden. Die JACOBsche Haut zerfällt hiernach in eine Mosaik von Empfindungsbezirken, deren jeder die Endapparate je einer Sehnervenfaser enthält. Weiter wissen wir aus den eben erörterten Thatsachen, daſs diese Bezirke am gelben Fleck, und zwar besonders in dessen *fovea centralis*, am kleinsten sind, von da nach allen Seiten hin beträchtlich schnell an Gröſse zunehmen.

Diese physiologischen Verschiedenheiten mit gewissen histologischen Befunden in Zusammenhang zu bringen, liegt ungemein nahe. Es steht fest, daſs die *fovea centralis* und die *macula lutea* nur Zapfen, keine Stäbchen führen, daſs die Zapfeninnenglieder der ersteren einen um das doppelte geringeren Durchmesser als diejenigen der letzteren besitzen, daſs endlich die Zapfen der mehr peripherisch gelegenen Retinazonen durch eine mehr oder weniger groſse Zahl von Stäbchen auseinandergedrängt werden (s. o. p. 319). Im allgemeinen, findet sich also, ist die Zahl der Zapfen auf der Flächeneinheit der Netzhaut am gröſsten in der *fovea centralis*, schon um das doppelte kleiner in der *macula lutea*, und noch geringer in den seitlicheren Teilen der Retina. Es drängt sich hiernach von selbst die Hypothese auf, daſs die Empfindungskreise der Retina durch je einen Zapfen, welchem sich an den peripheren Punkten eine verschiedene Anzahl von Stäbchen zugesellt, repräsentirt werden, daſs folglich soviel empfindungvermittelnde Einzelfasern als Zapfen vorhanden sind.

Um diese bestechende Hypothese sicher zu begründen, bedarf es erstens des anatomischen Nachweises, daſs am gelben Fleck je ein sogenannter Zapfen mit je einer isoliert zum Hirn laufenden Opticusfaser verbunden ist, nach auſsen vom gelben Fleck dagegen zu je einer Opticusfaser eine geringere oder gröſsere Anzahl von Stäbchen als Endapparaten gehört, und zwar so viel, als an einer gegebenen Stelle der Retina Stäbchen auf je einen Zapfen, welcher gewissermaſsen den Markstein des betreffenden Empfindungskreises

bildet, kommen. Zweitens bedarf es des Nachweises, daſs der durch das physiologische Experiment festgestellte Durchmesser eines Empfindungskreises mit dem Durchmesser des hypothetisch für denselben abgegrenzten anatomischen Gebiets übereinstimmt, also am gelben Fleck mit dem Durchmesser je eines Zapfens, an der Peripherie mit dem Durchmesser der durch die Zapfen als Zentra abgegrenzten Stäbchengebiete. Der erstgenannte Nachweis ist zur Zeit noch nicht geführt und wegen des sehr verschlungenen und vielfach gespaltenen Verlaufs der Nervenfasern kaum jemals zu erwarten.

Was zweitens den Nachweis der Übereinstimmung zwischen den Durchmessergröſsen der physiologischen und anatomischen Empfindungskreise betrifft, so haften, wie bereits (p. 533) erwähnt, dem Experiment infolge der Lichtirradiation auf der Retina Mängel an, welche weder ganz ausgeschlossen noch mit Genauigkeit in Rechnung gebracht werden können. Und hierzu kommt ferner, daſs ein Vergleich zwischen den Maſswerten der histologischen und physiologischen Retinaeinheiten Bedenken hat, solange keine Einigung darüber erzielt ist, welcher Teil der Foveazapfen dem lichtpercipierenden Organ entspricht, ob das Innen- oder das Auſsenglied, ob also der Durchschnitt des ersteren von ca. 2,5 μ oder derjenige des letzteren von ca. 1 μ als Maſseinheit angesehen werden soll. Aus den histologischen Ermittelungen hat man vielfach geschlossen, daſs man in dem Zapfeninnenglied das lichtempfindliche Organ zu erblicken habe, anderseits ist aber auch die folgende physiologische Erfahrung verwertet worden, um gerade dem Zapfenauſsengliede diese wichtige Rolle zuzusprechen.[1] Betrachtet man eine weiſse Papierfläche, welche mit feinen schwarzen Punkten von 0,5 mm Durchmesser in je 5 mm Abstand bedeckt ist, durch ein Makroskop (s. o. p. 533) im verkleinerten Bilde, so sieht man die Punkte derselben, wenn die Gröſse ihrer Retinabilder mindestens bis auf 4—6 μ reduziert worden ist, im Umkreise des Fixationspunktes wie von schwärmender Bewegung ergriffen, in wechselndem Spiele bald verschwinden, bald wieder aus der Leere emportauchen, nur der fixierte Punkt selbst und die 6 um ihn herum liegenden verharren in Ruhe. Es fällt sonach der Beginn des Punkttauchens in eine Gegend der *macula lutea*, wo die Durchmesser der Zapfeninnenglieder schnell auf 4—6 μ wachsen. Die ganze Erscheinung erklärt sich mithin sehr einfach, wenn man annimmt, daſs die Retinabilder der unsichtbar gewordenen Punkte zwischen zwei Zapfenstäbchen auf die Zapfenkörper gefallen, die der wiedererschienenen infolge übrigens ungemein klein zu taxierender Augenbewegungen mit einem Zapfenstäbchen in Berührung gebracht worden sind. Die *macula lutea* enthält also Lücken,

[1] HENSEN *Arch. f. pathol. Anat.* 1865. Bd. XXXIV. p. 401; 1867. Bd. XXXIX. p. 475.

welche ihrer Gröſse nach dem Durchmesser eines Zapfenkörpers entsprechen, die percipierenden Elemente müssen somit die Zapfenstäbchen sein.

Folgt hieraus aber, daſs sie auch die Repräsentanten der physiologischen Empfindungskreise sind? Nach den Untersuchungen VOLKMANNS würde allerdings der kleinste wahrnehmbare Abstand zweier Retinabilder ungefähr demjenigen eines Auſsengliedquerschnitts gleichgesetzt werden können, nach derjenigen AUBERTS aber hat das kleinste wahrnehmbare Bild eines nicht zu intensiv leuchtenden und gegen seine Umgebung nicht zu stark kontrastierenden, also möglichst wenig irradiierenden, Objekts im mittel einen Gesichtswinkel von 35″, entwirft folglich, wenn wir die Entfernung des hinteren Knotenpunkts von der Retina auf 15 mm annehmen, ein Netzhautbild von 2,5 μ, deckt mithin ungefähr den Querschnitt eines Zapfenkörpers der Fovea, und nach CL. DU BOIS-REYMONDS Beobachtungen werden leuchtende Punkte in der Wahrnehmung nicht mehr voneinander getrennt, sondern verschmelzen untereinander zu ununterbrochenen Lichtlinien, sobald ihr Flächenbild auf der Retina eine ihrer Zahl entsprechende Vielheit von Zapfen deckt.[1] Die Ergebnisse der experimentellen Forschung lassen also bis hierher, wie man erkennt, die Frage ob Auſsen- oder Innenglied unentschieden und bieten höchstens Anlaſs, in den Foveazapfen als solchen die gesuchte Seheinheit zu vermuten. Eine andrenorts zu besprechende Thatsache, die Sichtbarkeit der Zapfenauſsenglieder im entoptischen Bilde[2], verträgt sich indessen mit dieser Auffassung ganz und gar nicht und führt im Gegenteil zu dem umgekehrten Schlusse, daſs die hypothetische psychische Einheit des Raummaſses mit der histologischen des Zapfens überhaupt nichts zu schaffen hat.

§ 128.

Die primitiven räumlichen Wahrnehmungen. Alle unsre Gesichtsempfindungen setzen wir unmittelbar in die Auſsenwelt, objektivieren sie; niemals beziehen wir eine solche auf unser empfindendes Ich, niemals auf einen Zustand des Sinnesorgans, durch dessen Vermittelung sie zuwege gebracht wird, der Netzhaut; wir kommen überhaupt nie auf direktem Wege zur Erkenntnis der Existenz einer percipierenden Fläche und eines auf ihr entworfenen verkehrten Bildes der Auſsendinge als nächster Ursache der Empfindung. Es ist dies ein wesentlicher Unterschied des Gesichtssinns vom Tastsinn; auch die Tastempfindungen objektivieren wir, aber unmittelbar; die Vorstellung

[1] VOLKMANN, CL. DU BOIS-REYMOND, a. a. O. dieses Lehrb. p. 534. — AUBERT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. II. p. 578.
[2] S. dieses Lehrb. § 134.

macht bei der Übertragung der Tastempfindung auf die ursächlichen Aufsendinge gewissermafsen unterwegs Halt in der Haut, deren gedrückten oder erwärmten Zustand sie als nächste Ursache der Empfindung erkennen gelernt hat. Die Ursache dieses Unterschiedes liegt nach E. H. Weber darin, dafs für das Auge die Möglichkeit fehlt, durch gegenseitige Reaktion verschiedener Stellen der eignen Fläche aufeinander der Seele Doppelempfindungen zu verschaffen, wie dies beim Tastsinn durch gegenseitige Berührung verschiedener Hautstrecken möglich ist. Selbst die subjektiven Lichtphänomene im geschlossenen Auge versetzen wir in einen vorgestellten äufseren Raum; selbst die Lichtempfindung, welche ein Druck auf das Auge erzeugt, verlegen wir nicht in das Auge an die Stelle, an welche wir die gleichzeitige Tastempfindung verlegen und an welcher wirklich die erregten Opticusenden liegen, sondern objektivieren sie ebenfalls unvermeidlich in den äufseren Raum, und zwar in derselben Richtung, in welcher wir ein dieselbe Netzhautstelle erregendes Lichtbild sehen würden. Es ist diese Objektivierung der Gesichtseindrücke für unsre Seele eine absolute Notwendigkeit, von welcher wir uns selbst dann nicht frei machen können, wenn wir auf dem Wege der wissenschaftlichen Forschung zur Erkenntnis der Existenz und Lage der percipierenden Fläche und der Bilder gelangt sind. Dafs die Lichtempfindungen nur durch diese zwangsmäfsige Objektivierung den hohen Wert, welchen sie für unsre Seele besitzen, erhalten, dafs sie nur durch die unbewufste, scheinbar unmittelbare Verknüpfung mit der Vorstellung von der Objektivität der Empfindungsursache dem Gesichtssinn seine hohe Bedeutung als Lehrer über Sein und Geschehen in der Aufsenwelt verleihen, bedarf keiner Erörterung. Mit dem Nachaufsensetzen der Gesichtseindrücke allein wäre wenig gewonnen. Die mannigfachen Belehrungen, welche uns der Gesichtssinn über Form, Gröfse und Lage der Aufsendinge verschafft, beruhen darauf, dafs wir die räumlichen Beziehungen der nach aufsen gesetzten Lichteindrücke zueinander und zu unserm empfindenden Ich, d. h. die Richtung, in welcher die vorgestellten Aufsendinge vor uns liegen, erkennen, dafs ihnen in dieser Richtung ein bestimmter Ort in der Vorstellung angewiesen wird. Bei der Unmöglichkeit, den Erziehungsgang des Gesichtssinns, durch welchen er zum vollendeten Raumsinn ausgebildet wird, objektiv an Neugeborenen zu beobachten, und den grofsen Schwierigkeiten und Täuschungsquellen, mit welchen die Zerlegung der fertigen Gesichtswahrnehmungen in ihre elementaren Glieder verknüpft ist, läfst es sich begreifen, dafs über die Entstehung der Raumanschauung noch so wenig Klarheit und Übereinstimmung herrscht. Man streitet darüber, welche Elemente derselben und in welchem Umfange, durch eine ursprüngliche Einrichtung des Sinnesorgans und des dazu gehörigen Seelenapparats bedingt, von Geburt an notwendig den Lichtempfindungen anhaften, wieviel da-

n auf dem Erfahrungsweg erworben ist. Dabei gehen die Mei-
ungen soweit auseinander, dafs die einen alle räumlichen An-
hauungen als mühsam anerzogene Zuthaten zu den ursprünglich
ckten Lichtempfindungen ausgeben, während andre ein auf alle
ei Dimensionen des Raums sich erstreckendes primitives räum-
hes Sehen statuieren und die Erfahrung nur modifizierend eingreifen,
sbesondere durch ihre Vermittelung die Erkenntnis der relativen
umlichen Beziehungen der Sehobjekte zum empfindenden Ich ent-
ehen lassen. Die einen führen alle Raumanschauungen auf Vor-
ellungen zurück, welche durch erlernte psychische Operationen an
e Empfindungen angeknüpft werden, andre gehen so weit, alle
aumanschauungen als Resultate ursprünglicher, gleichzeitig mit den
ichtempfindungen durch die Thätigkeit der Sehnerven angeregter
d denselben koordinierter Seelenzustände, sogenannter „Raumgefühle"
(Hering), aufzufassen, mit andern Worten: anzunehmen, dafs die
rregung jedes Netzhautpunkts neben einer Lichtempfindung ein
lches Raumgefühl erweckt, welches ohne weiteres die Lokalisierung
s Eindrucks nach Höhe, Breite und Tiefe bewirkt. Man streitet
rner darüber, wie sich die binokularen Raumanschauungen zu
n monokularen verhalten, man streitet endlich darüber, ob und
ie weit die räumlichen Gesichtswahrnehmungen unter Mitwirkung
s sogenannten Muskelsinns zustande kommen; die einen füh-
n fast alle auf eine Auslegung der von den Augenmuskeln er-
ugten Empfindungen zurück, andre leugnen sogar die Existenz
nes Muskelsinns überhaupt mit Bestimmtheit und kehren das
erhältnis zwischen Raumanschauungen und Augenbewegungen in-
fern um, als sie erstere nicht durch letztere, sondern letztere durch
stere vermittelt werden lassen.

Es ist zunächst klar, dafs die von verschiedenen Em-
findungskreisen aus erzeugten Eindrücke von haus aus irgend
elche konstante Verschiedenheiten an sich tragen müssen,
elche ihre räumliche Auseinanderhaltung überhaupt möglich machen.
äre der Eindruck, welchen ein weifser Lichtstrahl von bestimmter
elligkeit von dem Zentralpunkt des gelben Flecks aus erzeugt,
ollkommen identisch mit dem, welchen er von einem in bestimmter
ntfernung nach oben oder nach unten, nach rechts oder links von
m gelegenen Empfindungskreis aus hervorbringt, so fehlte jede
eranlassung und jedes Mittel, ihnen verschiedene Orte im Sehfeld
zuweisen. Es müssen also entweder die Erregungsprozesse in jeder
nzelnen von einem bestimmten Empfindungskreise kommenden Ner-
nfaser ein von der Qualität des äufseren Reizes unabhängiges, für
de verschiedene Nervenfaser verschiedenes, für jede bestimmte
ervenfaser konstantes Gepräge durch irgend welche innere Ver-
hiedenheiten der Fasern oder ihrer Endapparate erhalten, welches
iederum jeder der von ihnen erweckten Empfindungen, gleichviel
elches ihre Farbe und Helligkeit ist, einen entsprechend verschiedenen

Stempel aufdrückt. Oder die zentralen Empfindungsapparate, welche den verschiedenen peripherischen Empfindungskreisen zugehören, müssen irgend welche Differenzen ihrer Einrichtung besitzen, welche bewirken, daſs in jedem derselben jede Empfindung eine von ihrer Farbenqualität und Intensität unabhängige Eigentümlichkeit erhält. Es läſst sich weder sagen, worin diese mit Notwendigkeit vorauszusetzenden Differenzen bestehen, noch wo und wie sie zustande kommen; man hat für sie seit LOTZE[1], wie schon bei der Lehre vom Tastsinn erörtert worden, den vorläufig nicht näher erläuterbaren Ausdruck „Lokalzeichen" eingeführt.

Es fragt sich nun weiter: sind diese spezifischen Marken, welche den Lichtempfindungen je nach dem Ort ihrer Erzeugung anhaften, an sich nichtssagende Zeichen, deren konstante Relationen zu den räumlichen Verhältnissen der Empfindungsursachen die Seele erst auf einem mühsamen Studienweg erkennen lernt, deren Benutzung als Chiffern für die Lokalisierung der Empfindung sie erst einüben muſs? Oder löst jede solche Marke zwangsmäſsig eine mit der Lichtempfindung verschmelzende räumliche Vorstellung aus? Steht vielleicht, um letzterer Frage eine konkrete Gestalt zu geben, jeder Empfindungskreis der Netzhaut durch die von ihm ausgehende Nervenfaser mit je zwei Wirkungsapparaten im Hirn in Verbindung, einem, dessen Thätigkeit eine bestimmte Raumvorstellung erzeugt? und, wenn letzteres der Fall ist, welches ist der Inhalt dieser primitiven Raumvorstellungen? Um dieser Frage völlig gerecht zu werden, würde es, die Möglichkeit vorausgesetzt, keineswegs genügen, die Fähigkeiten des neugeborenen Kindes zu analysieren, dem vieles durch Vererbung angeboren sein kann, was von früheren Generationen erworben wurde. Was entschieden werden soll, liegt viel tiefer. Es handelt sich darum zu bestimmen, ob es Raumanschauungen gibt, welche niemals auf dem Wege der Erfahrung erlangt werden konnten, sondern aller Erfahrung vorausgegangen sein muſsten. Bei dieser Fassung der Frage dürfte zunächst kein Zweifel darüber möglich sein, daſs, wenn eine in dem hier definierten Sinne ursprüngliche räumliche Gesichtswahrnehmung existiert, dieselbe auf eine Erkenntnis der räumlichen Beziehungen der Gesichtseindrücke untereinander beschränkt ist und nichts über die räumlichen Beziehungen derselben zum empfindenden Ich aussagt. Denn die Erkenntnis des Gegensatzes zwischen empfindendem Subjekt und äuſseren Objekten als Empfindungsursachen kann nur die Frucht einer auf Erfahrungen basierten Reflexion sein, deren Gewinnungsweise bereits beim Tastsinn angedeutet wurde, deren Erwerb freilich aber bereits dem Neugeborenen durch einen ererbten Mechanismus gesichert sein mag. Die Wahrnehmung der Richtung, in welcher ein Gesichtsobjekt unserm Auge gegenüberliegt,

---

[1] LOTZE, *Medicin. Psychologie.* 1862. p. 328.

kann demnach erst zustande kommen, wenn wir einen Eindruck überhaupt objektivieren gelernt haben. Es bleibt folglich nur zu untersuchen übrig, wie es sich mit den noch übrigen Raumanschauungen verhalte. Die Ansichten hierüber sind geteilt. Nach den einen gibt es keine primitive räumliche Wahrnehmung, die Seele lernt zugleich mit der Objektivierung der Lichtempfindungen dieselben mit Hilfe des vorhandenen Systems von Lokalzeichen, welche sie begleiten, in bestimmte Richtungen und an bestimmte Orte nach aufsen setzen. Die Vertreter dieser Ansicht betrachten als wesentliche Vermittler dieser zu erlernenden Ausdeutung der Lokalzeichen die Muskelgefühle des bewegten Auges und der bewegten übrigen Teile des Körpers. Die regelmäfsige Wiederkehr einer bestimmten Reihenfolge von Lokalzeichen bei bestimmten Bewegungen des Auges, welche durch bestimmte Muskelgefühle charakterisiert sind, soll zur richtigen Nebeneinanderordnung der Eindrücke führen, die Erkenntnis von oben und unten, rechts und links im Sehfelde soll gewonnen werden, indem die Seele sich die Lokalzeichen einprägt, welche die Eindrücke unsrer eignen Leibesteile, insbesondere der Hände, begleiten, wenn wir dieselben in den genannten verschiedenen Richtungen, welche ihr wiederum die Muskelgefühle verraten, durch den Raum bewegen. Ohne die Bedeutung des Muskelsinns schmälern und ohne in Abrede stellen zu wollen, dafs der Raumsinn des Auges durch ihn verfeinert und vervollkommnet werden könne, dürfte es aber doch kaum zu rechtfertigen sein, ihn als die einzige Quelle des letzteren zu bezeichnen. Welche Studien und welche Übung wären erforderlich, ehe auf diesem umständlichen Wege jedes der zahllosen Lokalzeichen von den zahllosen Empfindungskreisen so innig mit dem entsprechenden Raumwert in der Vorstellung verknüpft wäre, dafs die Seele ohne Überlegung und ohne Verwechselung in jedem Augenblick das Chaos der gleichzeitigen Eindrücke zu einem richtig geordneten Bilde umwandeln könnte! Es ist ferner zu bedenken, dafs der Muskelsinn des neugeborenen Kindes auch ganz unentwickelt ist, d. h., dafs wir die den Bewegungen der Glieder associierten spezifischen Empfindungen ebenfalls erst interpretieren, mit Vorstellungen von Richtung, Intensität und Gröfse der Bewegungen und mit den weiteren auf äufsere davon abhängige Verhältnisse übertragenen Vorstellungen verknüpfen lernen müssen, ehe der Muskelsinn ein Sinn ist und als Lehrer in der Sphäre andrer Sinne auftreten kann. Ebenso wahrscheinlich oder noch wahrscheinlicher ist es, dafs umgekehrt der Muskelsinn der Augenmuskeln teilweise wenigstens unter Anleitung des Raumsinns der Netzhaut erzogen wird. Dafs es der Muskelsinn ist, welcher uns zur Vorstellung von der Richtung, in welcher die äufseren Gesichtsobjekte zu unserm empfindenden Ich liegen, verhilft, ist allerdings höchst wahrscheinlich, allein es ist schwer zu glauben, wenn auch denkbar, dafs er uns auch die

Erkenntnis der relativen Anordnung der Gesichtseindrücke, ihrer räumlichen Beziehung zueinander verschafft.

Die Mehrzahl der Physiologen neigt daher auch der Ansicht zu, dafs die Wahrnehmung des Raums auf einem seiner Qualität nach ursprünglich gegebenen psychischen Vermögen beruhe, womit zugleich ausgesprochen ist, dafs die Frage nach dem primären Ursprung unsrer Raumanschauungen einer Beantwortung ebensowenig fähig ist, wie die andre, auf welche Art die Thätigkeit unsers Opticus Licht-, die unsers Acusticus Schallempfindungen erzeugt. Diese Erkenntnis und die enge Verkettung aller unsrer Sinnesthätigkeiten, ganz besonders freilich derjenigen unsers Gesichtsorgans, mit Raumvorstellungen hat ihren schärfsten Ausdruck philosophischerseits durch KANT, physiologischerseits durch HERING erhalten. Nach KANT[1] ist der Raum mit seinen drei Dimensionen, der Höhe, Breite und Tiefe, nichts als eine a priori gegebene Form der Anschauung, der gemäfs die Sinnesempfindungen durch ein uns innewohnendes Erkenntnisvermögen interpretiert werden; nach HERING[2] beruht die Wahrnehmung des Raums in erster Linie auf einem Empfindungsvorgang, welchen der Sinnesreiz gleichzeitig mit der spezifischen Energie der erregten Sinnesnerven auslöst. Jeder Empfindungskreis der Netzhaut soll bei seiner Erregung neben einer Lichtempfindung eine Raumempfindung erwecken, und zwar jeder eine in bestimmtem Verhältnis aus drei qualitativ verschiedenen einfachen Raumgefühlen gemischte Raumempfindung. Die drei einfachen Raumgefühle entsprechen nach HERING den drei Dimensionen des Raums, das eine weist dem Lichteindruck eine bestimmte Höhe über oder unter dem Mittelpunkt des Sehraums, das zweite eine bestimmte Entfernung nach rechts oder nach links von letzterem, das dritte eine bestimmte Entfernung vor oder hinter demselben an, mit andern Worten: jedem Punkt der Netzhaut kommt, insofern er jede dieser Raumgefühlsqualitäten in einem bestimmten Grade auslöst, ein bestimmter Höhen-, Breiten und Tiefenwert zu, durch welchen dem auf ihm ruhenden Lichteindruck insbesondere ein bestimmter Ort relativ zum Bildpunkt des gelben Flecks („Kernpunkt“ HERING) angewiesen wird. Alle Punkte der unteren Netzhauthälfte haben demnach einen positiven mit der Entfernung vom gelben Fleck wechselnden Höhenwert, durch welchen ihr Eindruck über dem Kernpunkt lokalisiert wird, alle Punkte der oberen Netzhauthälfte einen negativen Höhenwert, alle Punkte der inneren Netzhauthälfte einen positiven, mit der Entfernung vom mittlen Längsschnitt wachsenden Breitenwert, welcher ihre Eindrücke nach aufsen vom Kernpunkt setzt, alle Punkte der äufseren

[1] I. KANT, *Kritik d. reinen Vernunft*, herausgeg. von BENNO ERDMANN. 3. Ausg. Hamburg u Leipzig 1884. p. 51 u. fg.

[2] HERING, *Beiträge z. Physiologie*. 5. Heft. Leipzig 1864.

Netzhauthälfte einen negativen Breitenwert; endlich alle Punkte der inneren Netzhauthälfte einen positiven Tiefenwert oder Fernwert, welcher ihre Eindrücke hinter den Kernpunkt verlegt, dagegen alle Punkte der äufseren Netzhauthälfte einen negativen Tiefenwert oder Nahewert. Wir kommen auf diese HERINGsche Anschauung bei der speziellen Betrachtung des binokularen Sehens noch einmal zurück; hier liegt uns nur daran, den zwischen ihr und der KANTschen bestehenden Unterschied scharf zu kennzeichnen und dahin zu präzisieren, dafs KANT die Raumvorstellung durch die Empfindung erst entwickeln läfst, diese als die unerläfsliche Bedingung für jene ansieht, HERING dagegen beide für gleichwertige Wirkungsfolgen einer und derselben Reizursache erachtet. Nach KANT sowohl als auch nach HERING ist die Raumvorstellung aber mittelbar oder unmittelbar an Thätigkeitszustände sensorischer Nerven gebunden, sei es, dafs das System unsrer Hautnerven, sei es, dafs unser Opticus durch einfallendes Licht oder bei Ausschlufs desselben durch innere Stoffwechselvorgänge in Erregung versetzt worden ist, und als das Produkt einer a priori feststehenden psychischen Auslegung nervöser Aktionen zu betrachten. Wer von beiden Recht hat, scheint uns wegen der unmittelbaren engen Verknüpfung von Raumvorstellungen mit Lichtempfindungen unmöglich zu entscheiden. Der Vorgang, durch welchen die Ätherwellen als Reizursache den Eindruck des Hellen oder Farbigen erzeugen, und derjenige, durch welchen sie den Eindruck des Räumlichen wachrufen, läfst sich wohl theoretisch aber nicht praktisch der eine von dem andren trennen. Wesentlich anders liegt die Frage bezüglich der zweiten KANTschen Anschauungsform, der Zeit. Hier mufs zugegeben werden, dafs keiner Empfindung an und für sich etwas Zeitliches inwohnt, und dafs mithin das Erkennen der Zeitfolge auf die Existenz eines besonderen psychischen Vermögens zurückzuführen ist, welches kraft einer ihm inwohnenden spezifischen Energie die schon entwickelten Empfindungen als zeitlich unterschieden darstellt.

In der Reihe der überhaupt möglichen Empfindungsqualitäten gibt es einige, die Geruchs-, Geschmacks- und Gehörsempfindungen, welche für sich allein niemals zu der Vorstellung eines mit drei Dimensionen versehenen Raums führen, obwohl auch sie einer Interpretation nach einem Raumverhältnisse insofern unterliegen, als jede von ihnen durch das bewufste Ich auf einen bestimmten unveränderlichen Ort bezogen wird, welcher im allgemeinen durch die anatomische Lage des reizempfangenden peripherischen Endorgans angezeigt ist. Man wird daher die Frage, ob sich die ursprünglichen räumlichen Wahrnehmungen unsers Gesichtssinns auf sämtliche Dimensionen des Raums erstrecken oder nur auf einige derselben, für keine unberechtigte halten dürfen. Birgt doch die flächenhafte Ausbreitung des Netzhautbildes lediglich Hinweisungen auf die

Dimensionen der Höhe und Breite, nicht aber der Tiefe, und liegt anderseits der Gedanke sehr nahe, daſs erst die willkürliche also bewuſste Bewegungsfähigkeit unsers Körpers und seiner Teile, kraft welcher wir zwischen den gesehenen Gegenständen hindurchschreiten, über die gröſsere oder geringere Entfernung des Erblickten Aufschluſs zu schaffen geeignet ist, kurz daſs die Tiefenwahrnehmung zunächst an die durch den Muskelsinn gelieferten Empfindungen geknüpft ist und erst infolge vielfältiger Erfahrung und Übung mittelbar auf die Wahrnehmungen des Gesichtssinns übertragen wird. Wirklich haben auch VOLKMANN und mit ihm FUNKE[1] geglaubt, die primitive Raumanschauung des Gesichtssinns auf die Nebeneinanderordnung der von den erregten Empfindungskreisen ausgelösten Lichteindrücke, auf ihre Gruppierung nach den Dimensionen der Höhe und Breite um den Eindruck des Zentrums des gelben Flecks, den jedesmaligen Kernpunkt des Sehraums, reduzieren zu müssen und die Wahrnehmung der Tiefe, die Ordnung der Eindrücke vor- und hintereinander, nebst allen mit der Objektivierung der Seheindrücke zusammenhängenden räumlichen Wahrnehmungen als eine auf dem Erfahrungsweg unter wesentlicher Beihilfe des Muskelsinns allmählich erworbene Kenntnis dargestellt. Man wird die Möglichkeit dieser Anschauung auf einem Gebiete, wo es sich im besten Falle immer nur um die Erwägung von Möglichkeiten handelt, zugeben können, ja man wird selbst einräumen können, daſs die Tiefenwahrnehmung ursprünglich allein aus der psychischen Deutung der Bewegungsgefühle resultierte, um erst später mit den Gesichtswahrnehmungen associiert zu werden. Aber man wird begründeten Zweifel hegen dürfen, ob die frühe Errungenschaft unzähliger Generationen von jedem Individuum immer nur auf dem gleichen umständlichen Wege der Übung und Erfahrung zu erlangen ist, oder uns nicht vielmehr bereits als festes Erbteil, d. h. dem Gesichtssinn angeboren, überkommt. In welchem Umfange angeborene Raumvorstellungen existieren können, lehrt die Beobachtung vieler Tierarten, deren neugeborene Junge sofort der Mutter folgen und ihre Zitzen suchen, und bei der groſsen Analogie des anatomischen Baues und des physiologischen Verhaltens darf man wohl als wahrscheinlich ansehen, daſs derselbe Vorteil, welchen die Vererbung erworbener Fähigkeiten dem tierischen Individuum bereitet, dem menschlichen nicht entzogen sein wird. Die überaus groſse Hilflosigkeit des Kindes beruht offenbar weniger auf einem Übungsmangel im Gebrauche des vorhandenen nervösen Apparats, als vielmehr auf der noch im Rückstand befindlichen Entwickelung desselben. Wir werden somit kaum umhin können, dem Gesichtssinne jedes normal beanlagten menschlichen Individuums das angeborene Ver-

[1] VOLKMANN, *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* 1. Heft. Leipzig 1863. p. 139, a. O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. Bd. II. p. 390.

gen zuzusprechen, sich den Raum nach seinen drei Dimensionen zustellen. Die Frage, welche Form dem primitiven Sehraume kommt, ist verschieden beantwortet worden. VOLKMANN, welcher Ursprünglichkeit der Tiefenwahrnehmung leugnet, spricht demben die Form einer ebenen Fläche zu und läſst demgemäſs die drücke sämtlicher Empfindungskreise sämtlich in einer Ebene eneinander geordnet erscheinen. Zur Unterstützung seiner Anht führt er an, daſs auch das erzogene Auge, sobald alle Momente, lche die Bildung von Tiefen- oder Entfernungswahrnehmung verteln, sorgfältig ausgeschlossen sind, alle Eindrücke in eine und selbe zur Blickrichtung vertikale Ebene versetzt; das Sehfeld des chlossenen Auges erscheine daher wie ein roter ebener Vorhang, n die gesenkten Lider vom Sonnenlicht erhellt und durchleuchtet rden. NAGEL wiederum schreibt dem primitiven Sehraum die stalt einer Kugelfläche zu. Prüft man an seinen eignen Augen, cher Natur die im absolut verdunkelten Zimmer übrig bleibenden umvorstellungen sind, so findet sich, daſs der thatsächlich vordene Eindruck gar nicht klar zu bestimmen ist, das uns umlende Dunkel erscheint grenzenlos ausgedehnt, also ohne jede nierbare Gestalt.

Daſs die primitive räumliche Wahrnehmung die Wahrnehmung Form und Gröſse in gewissem Sinne einschlieſst, ist selbstständlich. Sobald wir einmal von Geburt an das Vermögen been, die Eindrücke der Netzhaut mosaikartig nebeneinander zu nen, so ist damit von selbst die Konstruktion von Formen in Anschauung gegeben, Formen, welche den Projektionen der tspendenden Auſsendinge auf die Ebene des primitiven Sehraums sprechen, aber natürlich noch nicht als solche verstanden werden nen. Die primitiven Gröſsenanschauungen reduzieren sich ledig- auf die Auffassung der relativen Abstände einzelner Teile des raums. Es beruht diese relative Gröſsenschätzung auf demselben nzip, welches auch beim erzogenen Gesichtssinn die Grundlage r Gröſsenschätzungen bildet, wenn es auch später einerseits durch ung beträchtlich verfeinert, anderseits durch Gröſsenurteile, welche auf Erfahrungen gründen, wesentlich beeinfluſst wird. Wenn den einzelnen Empfindungskreisen entsprechenden Eindrucksheiten überhaupt von Geburt an neben- und hintereinander genet werden, so kann auch die verschiedene Zahl dieser Einheiten, n z. B. zwei Linien verschiedener Länge nebeneinander auf der zhaut sich abbilden, der Wahrnehmung nicht entgehen. Wäre se Wahrnehmung nicht von Anfang an vorhanden, entbehrten primitiven räumlichen Anschauungen des Maſses, so wäre, wie LKMANN mit Recht erwähnt, unbegreiflich, wie die Gröſsenmesg mit dem Auge je erlernt werden könnte. Es ist eine mliche Anschauung ohne Gröſsenwahrnehmung überhaupt nicht kbar.

§ 129.

Der erzogene monokulare Raumsinn. Nachdem wir, soweit dies möglich ist, die durch angeborene Einrichtungen des Sehapparats vermittelten Anfangsgründe der räumlichen Gesichtswahrnehmungen abzugrenzen versucht haben, gehen wir an eine spezielle Analyse der zur vollendeten Entwickelung gelangten Raumanschauungen. Manche wichtige Eigentümlichkeit derselben beruht auf dem Vorhandensein gewisser Relationen der beiden Netzhäute zueinander. Da wir diese und ihre Leistungen beim Gebrauch des Doppelauges einer besonderen Erörterung unterwerfen müssen, so beschränken wir uns hier auf die Zergliederung derjenigen räumlichen Anschauungen, welche auch die einfache Netzhaut vermittelt, oder welche beim gleichzeitigen Gebrauch beider Augen nicht durch jene Relationen bedingt sind.

Der erste und wichtigste Schritt zur Vervollkommnung des primitiven Raumsinns des Auges, der Schritt, durch welchen er erst zur Erfüllung seiner Aufgabe befähigt wird, besteht in dem Erlernen des Objektivierens der Gesichtseindrücke, in der Erkenntnis von Aufsendingen als Ursachen der Lichtempfindungen im Gegensatz zum empfindenden Ich. Wie wir zur Erkenntnis dieses Gegensatzes kommen, ist schon beim Tastsinn erläutert worden; es gilt im allgemeinen dasselbe für den Gesichtssinn: die Wahrnehmung der Veränderlichkeit der Gesichtseindrücke bei bewufster Ruhe der Augen und des Körpers, der wechselnden Veränderungen, welche bei gleichen durch gleiche Anstrengungsgefühle charakterisierten Bewegungen des Körpers und der Augen eintreten, müssen zu dem Schlufs führen, dafs die Ursache der Empfindungen etwas aufserhalb des empfindenden Ichs Gelegenes sein müsse. Von diesen Aufsendingen lernen wir alsbald als relativ äufsere Sehobjekte die Teile unsers Körpers scheiden und konstruieren uns ein Raumbild desselben, welches fortan zum Ausgangspunkt der räumlichen Interpretationen des Gesehenen wird. Wir lernen die Aufsendinge in bestimmten Richtungen sehen, d. h. wir knüpfen an jeden Eindruck, den wir ursprünglich nur in seiner relativen Lagerung neben den übrigen gleichzeitigen Eindrücken erkannten, eine Vorstellung von seiner Lage im vorgestellten äufseren Raume relativ zum Ort unsers Ichs, wir lernen jeden Eindruck in eine bestimmte Entfernung von unserm Körper versetzen, wir lernen die Veränderung der relativen Lage der Aufsendinge zu uns, Gröfse und Richtung ihrer Bewegung, beurteilen, wir lernen die ursprünglichen relativen Gröfsenwahrnehmungen in absolute Gröfsenvorstellungen übersetzen.

Der Standpunkt, von welchem aus die heutige Physiologie die Vahrnehmung der **Richtung** der Gesichtsobjekte erklärt, ist ge-rissermaſsen der entgegengesetzte von dem, von welchem fast alle rüheren Erklärungsversuche, insbesondere die geraume Zeit ziemlich llgemein angenommene, sogenannte **Projektionstheorie**, ausliefen. Während wir jetzt von einem Hereinbeziehen der als äuſserlich er-annten Empfindungsursachen auf den Ort des Ichs reden, lieſs man rüher die Empfindungen in bestimmten Richtungen in die Auſsenwelt inausgetragen werden und nahm als Ausgangspunkt dieser Projektion icht das räumlich vorgestellte Ich, sondern die reellen Netzhaut-eilchen an. Man konnte sich lange Zeit nicht von der Vorstellung rei machen, als ob das Netzhautbildchen als solches irgendwie direkt eine räumlichen Verhältnisse zur Wahrnehmung brächte, und diese ann indirekt in die vorgestellten räumlichen Verhältnisse der Auſsen-inge übersetzt würden. Es war, als ob die Seele hinter dem leib-chen Auge noch ein geistiges Auge besäſse, welches vermöge seines aumsinns das verkehrte Netzhautbildchen als solches auffaſste, um s dann der Seele zur Umkehrung und weiteren Ausdeutung zu bergeben, oder als ob die Seele sich gewissermaſsen in die Netz-aut selbst begäbe, um an Ort und Stelle von jedem getroffenen losaikelementchen derselben aus ihre Empfindungen in den äuſseren aum hineinzukonstruieren. Gewisse verschollene Irrtümer älterer eit können wir übergehen oder sehr kurz widerlegen. So glaubten rüher einige, daſs die Wahrnehmung der Richtung, in welcher die ichtstrahlen zum Auge gelangen, in gleicher Weise Inhalt der nmittelbaren Empfindung sei, wie die Wahrnehmung der Farbe und lelligkeit; es sollten die Lichtwellen vermöge ihrer Richtung ebenso irekt auf das Sensorium wirken wie vermöge ihrer Länge und der chwingungsamplitude der Ätherteilchen. Man sprach von Richtung er Schwingungen des Nervenäthers, welche der Richtung der an-ommenden Lichtwellen entsprächen u. s. w. Es wäre überflüssig, ine solche Vorstellung einer genaueren Kritik zu unterziehen. Sie ufst auf grundfalschen Voraussetzungen und ist längst thatsächlich iderlegt, am schlagendsten durch VOLKMANN mit Hilfe des SCHEINER-chen Versuchs. Der Punkt A Fig. 127 p. 375 wird in a, also n der Richtung aA, welche allerdings als die Resultante der Rich-ungen der beiden durch die Öffnungen e und f gegangenen Strahlen-üschel betrachtet werden kann, gesehen. Schlieſsen wir aber die Öffnung e, so bleibt trotzdem A an seinem Ort in der gleichen Richtung, während es doch nach der fraglichen Theorie nach unten erschoben, nämlich in der resultierenden Richtung des allein noch ur Retina gelangenden durch f gegangenen Strahlenbüschels er-cheinen müſste.

Die Theorie der **Projektion der Gesichtseindrücke in len Richtungslinien** sagt aus, daſs jeder Netzhautpunkt das Ver-nögen besitze, die von ihm aus erweckte Empfindung durch den

Kreuzungspunkt der Richtungslinien geradlinig nach aufsen zu projizieren, also in der Richtung, in welcher wirklich das Objekt, von welchem das erregende Licht ausging, vor dem Auge sich befindet. Diese Theorie ist besonders durch HERING und VOLKMANN[1] als unhaltbar dargethan, und alle erneuten Versuche, sie zu retten, unter denen namentlich die von NAGEL und SCHLEIDEN[2] hervorzuheben sind, entscheidend zurückgeschlagen worden. Schon von vornherein enthält diese Theorie in der oben gegebenen Fassung, in welcher sie regelmäfsig ausgesprochen wurde, einen physiologischen Grundirrtum, insofern sie angibt, dafs der getroffene Netzhautpunkt die Empfindung von sich aus nach aufsen projiziere. Der Netzhautpunkt hat ja mit der Empfindung direkt nichts zu schaffen, die empfindende Seele erfährt nie etwas von der Existenz und Lage eines Netzhautpunkts als einer äufseren Station, von welcher aus die Lichtdepesche ihr zutelegraphiert würde, sie kann also auch unmöglich ihre Empfindung zunächst in dem betreffenden Netzhautpunkte lokalisieren, um sie von diesem aus in die Aufsenwelt zu versetzen. So plausibel es klingt, dafs die Richtungslinien des Sehens mit den Richtungslinien des Lichts zusammenfallen, weil damit jede Irrung in der Richtungswahrnehmung selbstverständlich ausgeschlossen wäre, so ist doch eben unbegreiflich, wie die Seele zur Wahl gerade dieser einen, reell gar nicht vorhandenen, nur von der physikalischen Optik aus dem gleichartigen Lichtstrahlenbüschel herausgegriffenen oder vielmehr in ihn hinein konstruierten Linie kommen sollte, selbst wenn sie wirklich etwas von der Existenz des Netzhautpunkts, zwischen welchem und der Lichtquelle die Physik die fragliche Linie zieht, erführe. VOLKMANN meint, dafs strenggenommen überhaupt von Richtungslinien des Sehens keine Rede sein könne, da sich zwischen dem Objekt und dem Ich, auf welches man dessen Lage im Raume beziehe, keine Linie ziehen lasse. Dies ist nicht richtig, denn wie HERING treffend entgegnet, handelt es sich um die räumlichen Relationen der Sehobjekte nicht zu dem unräumlichen Ich, sondern zu dem räumlichen Anschauungsbilde unsers Leibes. Es läfst sich demnach wohl durch Linien ausdrücken, in welcher Richtung zu meinem Kopfe oder meiner Hand ich ein äufseres Ding sehe, allein die Richtungslinie des Lichts würde nur zugleich die Richtungslinie des Sehens sein, wenn wir in der That die Lage eines äufseren Lichtpunkts auf einen bestimmten Punkt der Netzhaut bezögen und beziehen könnten, mit andern Worten, wenn die Vorstellung gewissermafsen mit jedem Eindruck sich an Ort und Stelle des zugehörigen Bildpunkts in die Netzhaut begäbe, um von dort aus in die Aufsenwelt zur Aufsuchung des korrespondierenden Objektpunkts zu wandern,

---

[1] HERING, *Beitr. z. Physiol.* Heft I. Leipzig 1861; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 27 u. p. 203. — VOLKMANN, *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* II. Heft. Leipzig 1864.

[2] NAGEL, *Das Sehen mit zwei Augen.* Leipzig u. Heidelberg 1861. — SCHLEIDEN. *Zur Theorie d. Erkennens.* Leipzig 1864.

und wenn sie dabei zwangsmäſsig die geradlinige Bahn durch den ideellen Kreuzungspunkt der Richtungslinien wählte. Neben diesem allgemeinem Raisonnement stehen eine Reihe gewichtiger thatsächlicher Beweise gegen die Projektionstheorie, die wir kurz hier aufführen müssen, obwohl sie gröſstenteils auf die erst später zu erörternden Verhältnisse des Binokularsehens gegründet sind. Es läſst sich zeigen, daſs wir die Dinge in Wirklichkeit nicht einmal immer so sehen, als ob jeder Netzhautpunkt seinen Eindruck auf der Richtungslinie projizierte. Wenn wir die Eindrücke wirklich nach den Richtungslinien projizierten, so müſste einem konstanten Netzhautbild unabänderlich dasselbe räumliche Anschauungsbild entsprechen. Daſs dies nicht der Fall ist, sondern häufig durch gewisse Umstände eine Wandlung des Anschauungsbildes bei unverändertem Netzhautbilde eintritt, haben Hering und Volkmann durch eine Reihe evidenter Versuchsdata erwiesen. Sehr überzeugend ist folgende Thatsache. Man verschafft sich durch anhaltende Fixation eines farbigen rechtwinkeligen Kreuzes, welches sich auf einer senkrecht zur Blickrichtung stehenden Ebene befindet, ein dauerndes Nachbild desselben in einem Auge. Wenn nun jeder Netzhautpunkt die zu ihm gehörige Empfindung unwandelbar durch den Kreuzungspunkt der Richtungslinien nach auſsen setzte, so müſste das Nachbild, welches auf einer fortdauernden Thätigkeit der ursprünglich vom Bild des Objekts erregten Netzhautelemente beruht, unwandelbar seine Form und bei unverrückter Stellung des Kopfes und des Auges auch seine Lage beibehalten, gleichviel auf welche Fläche es projiziert wird. Hering und Volkmann haben aber den interessanten Nachweis geführt, daſs Form und Lage des Nachbildes in verschiedener Weise sich ändern je nach der Lage dieser Fläche. Es erscheint dasselbe auf Flächen, welche in bestimmter Weise gegen die Blickrichtungen geneigt sind, selbst geneigt und schiefwinkelig; das Nachbild eines Kreises kann als Ellipse, das einer Ellipse als Kreis, die Nachbilder von Parallellinien divergent und diejenigen divergenter Linien parallel erscheinen. Ja nach Volkmann tritt diese Verzerrung des Nachbildes sogar ein, wenn die Projektionsfläche in Wirklichkeit senkrecht zur Blickrichtung steht, aber eine perspektivische Zeichnung auf ihr eine gewisse Neigung derselben vorspiegelt. Nach welchen Gesetzen diese Richtung und Verzerrung der Nachbilder erfolgt, ist hier nicht zu erörtern, die Thatsache an sich genügt zur Widerlegung der Projektionstheorie. Überhaupt läſst sich in einer groſsen Anzahl von Fällen zeigen, daſs der scheinbare Ort, an welchem das Bild eines Objekts gesehen wird, und sein wirklicher Ort sich nicht decken, wie die fragliche Theorie verlangt, der scheinbare Ort, an dem wir das Objekt sehen, nicht auf der Richtungslinie liegt. Die meisten der hierher gehörigen, von Hering und Volkmann sorgfältig gesammelten Erscheinungen gehören in das Gebiet des Binokularsehens; indes können wir, ohne aus dieser

Lehre zu anticipieren, doch folgende besonders entscheidende Thatsachen anführen. Zeichnet man auf weifses Papier zwei schwarze Punkte in dem Abstand der Knotenpunkte beider Augen und betrachtet bei parallel geradeaus gestellten Gesichtslinien das Papier so, dafs der rechte Punkt in der Gesichtslinie des rechten, der linke in der des linken Auges liegt, so sehen wir (infolge der Identität der beiden gelben Flecke, auf denen die Punkte sich abbilden) nur einen einfachen Punkt, dessen scheinbarer Ort sich genau in der Mitte zwischen den wirklichen Orten der beiden Punkte in der Ebene des Papiers befindet, welcher also weder auf der Richtungslinie des linken noch der des rechten Auges, sondern auf einer Linie liegt, welche in der Ebene der beiden Gesichtslinien parallel zu ihnen von der Nasenwurzel auf das Papier gezogen gedacht werden kann (mit andern Worten nach Hering auf der Halbierungslinie des Konvergenzwinkels der in unendlicher Entfernung sich schneidenden Gesichtslinien).

Wenn somit unzweifelhaft ist, dafs sich die Richtungslinien nicht mit den Sehrichtungen decken, und dafs die Wahrnehmung der Richtung nicht auf einer Fähigkeit der gereizten Netzhautpunkte, die von ihnen erweckten Empfindungen durch den Kreuzungspunkt der Richtungslinien geradlinig nach aufsen zu projizieren, beruht, so fragt es sich: durch welche andern Linien lassen sich die Sehrichtungen darstellen, und wie gelangen wir zur Erkenntnis dieser Richtungen? Die genaue Beantwortung der ersten Frage findet eigentlich bei der Lehre vom Binokularsehen eine passendere Stelle. Die Bildung der Vorstellungen von den räumlichen Relationen der Gesichtsobjekte zum Raumbild unsers Körpers ist von Geburt an unzertrennlich an den Gebrauch des Doppelauges geknüpft, wir erlernen das Objektivieren und Sehen nach Richtungen nicht zunächst mit jedem Auge für sich, um etwa dann erst eine Kombination und Verschmelzung der Sonderwahrnehmungen zu veranstalten, im Gegenteil übertragen wir nach vollendeter Erziehung des Gesichtssinns unbewufst die mit dem Doppelauge erlernten Sehrichtungen teilweise auch auf absichtlich unternommene Monokularbeobachtungen. Die von Anfang an stattfindende Verschmelzung der Separatsehfelder beider Augen zu einem gemeinsamen Sehfeld bringt es mit sich, dafs wir die Lage der darin enthaltenen Objekte auf ein ideelles einfaches Auge beziehen, welches sich in der Mitte zwischen beiden wirklichen Augen auf der Stirn befände. Die kombinierten Sehrichtungen beider Augen können durch Linien vorgestellt werden, welche von diesem Mittelauge in den äufseren Raum ausstrahlen. Halten wir z. B. einen Lichtpunkt in der Höhe der Augen gerade vor die Nase, so dafs er in der Medianebene des Körpers liegt, und fixieren ihn mit beiden Augen, bringen sein Bild also auf die beiden Netzhautpole, so sehen wir ihn einfach in der Richtung einer in der

Visierebene (der durch beide Gesichtslinien gelegten Ebene) senkrecht auf der Nasenwurzel stehenden Linie. Wir sehen ihn nicht ursprünglich in den Richtungen beider Gesichtslinien, wie die Projektionstheorie behauptet, und ziehen aus diesen Richtungen gewissermaſsen die Resultierende, sondern die Eindrücke der beiden Netzhautmitten verbinden sich unmittelbar mit der einfachen Vorstellung von der Lage des Punkts auf der bezeichneten Linie. Da nun diese Vorstellung, wie HERING, dem sich HELMHOLTZ und AUBERT bestätigend angeschlossen haben, streng erwiesen hat, nicht die geringste Änderung erleidet, wenn wir uns statt beider Augen nur eines einzigen zum Sehen bedienen, so ist klar, daſs wir auch bei monokularer Betrachtung die Lage des in der Medianebene befindlichen Lichtpunkts auf das ideelle Mittelauge, das Cyklopenauge nach HELMHOLTZ, beziehen. Das Gesetz, welches die Richtung des monokularen Sehens bestimmt, ist demnach das gleiche, welches diejenige des binokularen regelt, auch die monokulare Sehrichtung folgt dem Verlaufe einer Linie, welche die Mitte der Nasenwurzel mit dem ideellen Kreuzungspunkte der beiderseitigen Gesichtslinien verbindet.

Einen sehr anschaulichen Beweis des eben ausgesprochenen Lehrsatzes hat HERING durch folgenden Versuch geliefert. Wenn man irgend einen Gegenstand, z. B. einen Bleistift, in etwa 15 cm Entfernung gerade vor die Nase hält, ihn zunächst binokular fixiert, sodann das linke Auge schlieſst, den Zeigefinger der rechten Hand so vor das rechte Auge bringt, daſs er den Bleistift von unten her deckt, und nun einen raschen Stoſs gegen den letzteren führt, so stöſst man regelmäſsig rechts vorbei, weil man den Finger wie den Bleistift in der Medianebene sieht und deswegen den Stoſs geradeaus führt. Ein dem HERINGschen Prinzipe gemäſses Ergebnis von noch gröſserer Sinnfälligkeit erzielt man nach einem von HELMHOLTZ[1] angegebenen Versuchsverfahren, bei welchem man einen gegebenen Punkt monokular zu fixieren hat, während man den unteren Teil des Gesichts durch ein vorgehaltenes Papier derart bedeckt, daſs Arme und Hände der direkten Anschauung entzogen werden. Sucht man alsdann unter allmählicher Hebung des betreffenden Armes den rechten verdeckten Zeigefinger so zu stellen, als ob man mit demselben auf den fixierten Punkt hinweisen will, so erscheint der Finger, wenn er oberhalb des Papierschirms sichtbar wird, immer nach links vom Punkte, wenn das rechte, rechts von demselben, wenn das linke Auge das fixierende ist. Der Grund dieses Verhaltens ist wiederum darin zu suchen, daſs wir das fixierte Objekt bei unbefangener monokularer Betrachtung in die Medianebene des Gesichts verlegen und beim Visieren daher nicht die Augenmitte, sondern die Mitte der Nasenwurzel mit dem Zielpunkte in Beziehung bringen. Beide vorstehende Experimente miſslingen, wie hinzugefügt werden muſs, leicht bei öfterer Wiederholung, sobald nämlich das Bewuſstsein des zu erwartenden Irrtums und die Erkenntnis seines Grundes auf die Richtung unsrer Arm- und Fingerbewegung Einfluſs erlangt und eine den wirklichen Umständen angemessene Korrektur der letzteren herbeiführt.

Das Richtungsgesetz des monokularen Sehens festgestellt, bleibt zu untersuchen, auf welchem Wege dasselbe zustande gekommen sein

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 612.

kann. Ist, wie wir vorausgesetzt haben, eine ursprüngliche Raumanschauung mit den Thätigkeitszuständen der einzelnen Netzhautelemente verknüpft, so ist damit von selbst deren richtige Gruppierung um den Fixationspunkt, Kernpunkt, gegeben, d. h. die Eindrücke der unteren Netzhautpartien kommen über den Eindruck der Netzhautmitte zu liegen u. s. w., kurz das verkehrte Netzhautbild ist auf eine freilich noch nicht erklärte Weise in ein aufrechtes Anschauungsbild übersetzt. Hätten wir nun ein unbewegliches Auge mit unveränderlicher Blickrichtung gerade nach vorn, so handelte es sich nur darum, erkennen zu lernen, daſs der Eindruck, welcher über dem Fixationspunkt liegt, auch in der Richtung nach oben zu unserm Auge sich befindet, der Eindruck, der unter dem Fixationspunkt liegt, auch in der Richtung nach unten von dem Auge zu suchen ist. So aber haben wir bewegliche Augen, und die Stellung der Gesichtslinie ist in weitem Umfange veränderlich. Mit jeder Veränderung derselben ändert sich zwar nicht die relative Gruppierung der Eindrücke um den Fixationspunkt, wohl aber die Richtung des letzteren und somit aller übrigen Eindrücke in bezug auf unser Auge oder das räumliche Vorstellungsbild unsers Leibes überhaupt. Wir müſsen also lernen, das System der Sehrichtungen mit der Veränderung der Blickrichtung zu verschieben, bei jeder gegebenen Blickrichtung für jeden Netzhautpunkt die entsprechende Lage der Sehrichtung zu finden. Hierbei scheint nun den Muskelgefühlen ungeachtet der Einwendungen Herings eine sehr wesentliche Rolle überwiesen werden zu müssen. Es ist eine nicht zu leugnende Thatsache, daſs die Bewegungen sämtlicher willkürlich beweglichen Teile des Körpers von Empfindungen begleitet werden, welche wir, wie alle übrigen Sinnesempfindungen auszulegen, insbesondere mit den Vorstellungen der Gröſse und Richtung der Bewegung, dem Grade der dazu verwendeten Kraft oder mittelbar der Gröſse der überwundenen Widerstände zu verbinden lernen. Auch die Bewegungen der Augen sind von solchen spezifischen Empfindungen begleitet, welche allerdings unmittelbar nichts über Gröſse und Richtung dieser Bewegungen oder der durch sie erzeugten Blickrichtung aussagen, wohl aber auf dem Wege der Erfahrung mit diesen Vorstellungen associiert werden. Auch bei geschlossenen Augen wissen wir, wie mit Unrecht von Hering in Abrede gestellt wird, in jedem Augenblick, wohin unser Blick gerichtet ist, d. h. welche Lage die gemeinschaftliche Sehrichtung beider Netzhautmitten hat. Wir wissen es auch dann, wenn wir nicht absichtlich durch ein in bestimmter Richtung vorgestelltes Objekt die Augen in eine entsprechende Stellung gebracht haben; aber auch wenn letzteres der Fall ist, muſs etwas vorhanden sein, was uns von dem Vollzug des Willensbefehls Nachricht gibt, und das kann eben nur eine Empfindung leisten. Wenn Hering behauptet, über die Wirkungen der Innervation der motorischen Nerven durch den Willen würden wir stets

auf indirektem Wege durch die bekannten fünf Sinne belehrt,
t dies leicht als unrichtig zu erweisen; welcher jener fünf Sinne
ırt uns denn über die Schwere eines mit dem Arm erhobenen
ichts, über die Höhe, zu welcher, und die Richtung, in welcher
s erhoben haben, wenn wir den Versuch bei geschlossenen Augen
ehmen? Es fragt sich also nur: wie kommen wir dazu, die
tellungen der Blickrichtung mit den Bewegungsgefühlen des
pelauges zu verknüpfen und daraus weiter die Sehrichtung aller
hzeitig mit dem Fixationspunkt im Sehfeld vorhandenen Ein-
ke abzuleiten? Die Frage ist leicht zu beantworten, wenn wir
ussetzen, daſs wir zunächst die Muskelgefühle der übrigen be-
ichen Körperteile, insbesondere der Arme und Hände, in dem
hnten Sinne auslegen lernen. Haben wir einmal in jedem
enblick ein Vorstellungsbild von der relativen Lagerung derjeni-
Glieder, welche uns zugleich als Sehobjekte dienen, so können
danach leicht die Empfindungen der Muskeln, welche das
e auf ein in bestimmter Lage befindliches Glied richten,
en. Wir lernen die charakteristischen Bewegungsempfindungen,
he zur Folge haben, daſs ein nach oben, unten, rechts oder
bewegter Finger in der Mitte des Sehfeldes erscheint, mit den
prechenden Vorstellungen von der Blickrichtung nach oben u.s.w.
iieren. Wir lernen die Eindrücke verschiedener gleichzeitig im
'eld vorhandener Teile unsers Körpers nach oben oder unten
Fixationspunkt versetzen, sobald die Muskelgefühle uns mit
relativen Lagerung dieser Teile vertraut gemacht haben. Wir
en diese Erfahrung dann auf nicht zu unserm Körper ge-
ge Sehobjekte übertragen, indem wir zunächst die Lage
elben nach der Richtung, in welcher wir z. B. unsre tasten-
Finger bewegen müssen, um sie zu erreichen, beurteilen
s. w. Im Anfang werden alle diese Richtungserkenntnisse
lich grobe und unsichere sein, erst eine längere Übung ver-
ihnen die Genauigkeit und Sicherheit, aber auch die kon-
ten Fehler, welche ihnen im erzogenen Gesichtssinn anhaften.
pirisch bewiesen wird die hier vertretene Ansicht über den Zu-
menhang der durch Gefühls- und Gesichtsorgan vermittelten
manschauungen und den Einfluſs, welchen Übung und Erfahrung
die harmonische Verschmelzung der durch beide Sinne gegebenen
nsiven Eindrücke haben, durch die Beobachtungen[1] an Indivi-
n, denen von Geburt an infolge starker Trübung der Augen-
ien der normale Gebrauch beider Augen verwehrt war, und
n derselbe erst in einem späteren Lebensstadium durch operative
griffe ermöglicht werden konnte. Allgemein findet man hier
neu erschlossenen Sinn anfänglich die Orientierung im Raume
r erschweren als fördern, und erst nach längerer Zeit wird die

[1] Vgl. HIRSCHBERG, *Arch. f. Ophthalm.* 1875. Bd. XXI. 1. Abth. p. 23. — V. HIPPEL, a. Bd. XXI. 2. Abth. p. 101.

Fähigkeit erworben, die dem ausgebildeten Gefühlssinn schon lange geläufigen Raumvorstellungen ebenso genau ohne direkte Berührung der Gegenstände auch durch den Gesichtssinn zu gewinnen.

Die Muskelgefühle sind es entschieden auch, welche uns zur Wahrnehmung der Bewegungen der Gesichtsobjekte und der Richtung dieser Bewegungen verhelfen. Wir schliefsen auf die Bewegung der Gesichtsobjekte, wenn wir infolge der Verrückung ihrer Bilder auf der Netzhaut die Veränderung ihrer räumlichen Beziehungen zueinander und mittelbar zu uns erfahren, während der Mangel von Muskelgefühlen unsrer Augen, unsers Kopfes und Körpers uns von der Ruhe derselben überzeugt, oder wenn wir bestimmte von Muskelempfindungen begleitete Bewegungen jener Teile ausführen müssen, um das Objekt in der Gesichtslinie zu erhalten. Die Richtung der Bewegung erkennen wir aus der uns zum Bewufstsein gekommenen Richtung, in welche wir den Kopf oder die Augen bringen müssen, um dem bewegten Objekt mit dem Blick zu folgen, oder, wenn wir bereits in der Erkenntnis der Sehrichtungen aller gleichzeitig im Sehfeld vorhandenen Eindrücke geübt sind, aus der Reihenfolge der Sehrichtungen, welche das Objekt nacheinander annimmt. Zunächst beurteilen wir auf diesem Wege natürlich nur die Richtung solcher Bewegungen zutreffend, welche in einer zur Gesichtslinie senkrechten Ebene geschehen, bei welchen also der bewegte Gegenstand seinen Abstand vom Auge nicht oder wenig ändert. Geschehen die Bewegungen in andern Ebenen, so stellen sie sich uns so dar, wie die Projektionen ihrer Bahnen auf jene Normalebene. Bewegt sich ein Objekt längs einer Richtungslinie, bleibt also sein Bild auf demselben Netzhautpunkt des ruhenden Auges, so nehmen wir seine Bewegung unmittelbar gar nicht wahr, wir können sie nur aus Nebenumständen, deren Änderung mit der Bewegung wir aus Erfahrung kennen, wie der wachsenden Gröfse und Deutlichkeit, welche durch die Annäherung ans Auge bedingt ist, erschliefsen. Unter Umständen können ruhende Objekte eine scheinbare Bewegung zeigen. So scheint die Landschaft, an der wir im Wagen vorüberfahren, sich an unserm Blick vorüber zurückzubewegen, weil wir die Verrückung der Bäume u. s. w. wahrnehmen, während wir durch den Mangel von Muskelempfindungen über die Ruhe unsrer Augen und unsers Körpers unterrichtet sind, demnach aus diesen Verhältnissen den gewohnten Schlufs auf Bewegung der äufseren Objekte ziehen. In einem Bahnhof begegnet es oft, dafs wir nicht wissen, ob ein neben uns befindlicher Zug an unserm ruhenden Zug vorüberfährt, oder wir an dem andren ruhenden Zug vorüberfahren. Ebenso einfach erklärt sich die scheinbare Bewegung eines Objekts, welche eintritt, wenn wir während seiner Betrachtung das Auge mit dem Finger verschieben; wir nehmen ebenfalls die Veränderung der Sehrichtung des Gegenstandes wahr, während wir die Muskeln des Auges und Kopfes in Unthätigkeit wissen. Schwieriger sind andre

Arten scheinbarer Bewegungen zu erklären, so diejenige, welche wir beim Schwindel wahrnehmen, ferner die Thatsache, daſs, wenn wir längere Zeit bewegte Objekte betrachtet haben und dann unsern Blick auf ruhende lenken, diese sich scheinbar in entgegengesetzter Richtung bewegen. PURKINJE glaubte letztere Erscheinung daraus erklären zu können, daſs man bei Betrachtung bewegter Objekte das Auge unbewuſst mitbewege, um denselben mit der Gesichtslinie zu folgen, und dann bei der Betrachtung ruhender Objekte diese Mitbewegung ebenfalls unbewuſst fortsetze. OPPEL hat dagegen gezeigt, daſs die Erscheinung am besten hervortritt, wenn man solche Mitbewegungen geflissentlich vermeidet, daſs sie auch nicht ausbleibt, wenn man Bewegungen, welche radial von einem Punkt gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen geschehen, beobachtet hat, wobei von einem Folgen des Auges nicht die Rede sein kann. Endlich hat ZOELLNER diese Scheinbewegung auf eine Urteilstäuschung zurückgeführt. Ein näheres Eingehen in diese und ähnliche Erscheinungen liegt auſserhalb der uns gezogenen Grenzen.[1]

Das Erkennen einer Bewegung besteht in jedem Falle auf der psychischen Vereinigung von Raum- und Zeitanschauungen. Wir nehmen wahr, daſs eine Zahl benachbarter selbst unbewegter Retinapunkte nacheinander in Erregung gerät. Als eine Empfindung, wie S. EXNER[2] will, d. h. als die Wirkung eines Gegenstandes auf die Vorstellungsfähigkeit (I. KANT) kann der psychische Prozeſs, durch welchen wir von der Existenz einer Bewegung Kenntnis erlangen, um so weniger aufgefaſst werden, als das Ergebnis desselben kein konstantes zu sein braucht, indem es, wie die oben erwähnten Täuschungen lehren, offenbar auf einem Urteil beruht, welches unter Umständen auch irrig ausfallen kann.

Die Wahrnehmung der Gröſse kommt durch das Zusammenwirken verschiedener Momente zustande. Wie wir bereits aussprachen, ist eine Gröſsenwahrnehmung in beschränktem Sinn schon der primitiven Raumwahrnehmung eigen. Das Moment, auf welchem sie beruht, ist nach E. H. WEBERS Lehre vom Raumsinn die Zahl der von einem Bilde erregten Empfindungskreise der Netzhaut; sobald man einmal eine angeborene Wahrnehmung des Extensiven statuiert, ist eine Wahrnehmung der Gröſse auf dieser Grundlage eine unabweisbare Konsequenz. Wenn wir wirklich von Geburt an das Vermögen besitzen, die Empfindungen, welche von den einzelnen Empfindungskreisen aus erzeugt werden, mosaikartig nebeneinander zu ordnen, so müssen wir auch den Unterschied der Erregung zweier solcher aneinandergrenzender Elemente gegenüber der von vier als einen Gröſsenunterschied auffassen, die Distanz zweier Eindrücke, welche durch zwei nicht ausgefüllte Felder getrennt sind, für kleiner erkennen als die Distanz zweier Eindrücke, zwischen denen vier leere Felder liegen. Die primitive Gröſsenwahrnehmung

---

[1] OPPEL, POGGENDORFFs *Annal.* 1856. Bd. XCIX. p. 540; *Jahresber. d. physik. Ver. zu Frankfurt.* 1859–61. p. 54. — ZOELLNER, POGGENDORFFs *Annal.* 1860. Bd. CX. p. 500.; *Über d. Natur d. Kometen.* Leipzig 1872. p. 380.

[2] S. EXNER, *Wiener Stzber.* 1875. Math.-natw. Cl. 3. Abth. Bd. LXXII. p. 156.

besteht demnach in der Auffaſsung relativer Gröſsen nach der relativen Zahl der als Maſseinheiten benutzten räumlichen Elemente, welche durch die präformierte räumliche Ausbreitung der den einzelnen Opticusfasern zugehörigen Perceptionsapparate gegeben sind. Auch diese Auffassung ist anfänglich eine unvollkommene, es wird nur eine ungefähre vergleichende Schätzung der Summen jener Maſseinheiten, nicht eine wirkliche Zählung, welche es uns ermöglichte, die wahrgenommenen Gröſsenunterschiede in genauen Zahlenwerten auszudrücken, stattfinden. Diese Schätzung der Zahl der Empfindungskreise bleibt aber durch das ganze Leben die Grundlage der Gröſsenwahrnehmung, wenn sie auch auf dem Erfahrungswege manche wichtige Zuthat und Vervollkommenung erhält, wenn auch der erzogene Gesichtssinn auf Anlaſs von Erfahrungen in vielen Fällen das unmittelbare auf jener Grundlage ruhende Gröſsenurteil modifiziert. Wenn die primitiven Empfindungen, sagt Volkmann sehr treffend, jedes Maſses entbehrten, und wenn demnach der Eindruck des Ganzen von dem seiner Hälfte ursprünglich nicht unterschieden würde, so wäre völlig unbegreiflich, wie es zu einer solchen Unterscheidung jemals kommen sollte.

Aus dem gesagten geht hervor, daſs ursprünglich alle Gegenstände, deren Netzhautbilder gleich groſs sind, d. h. gleichviel sensible Elementarteile einnehmen, gleich groſs erscheinen müssen; da die Gröſse des Netzhautbildes aber durch den Winkel bestimmt wird, welchen die beiden von den Grenzpunkten eines Objekts gezogenen Richtungslinien im Kreuzungspunkt miteinander bilden, so läſst sich der Satz auch so aussprechen, daſs ursprünglich alle unter gleichem Sehwinkel gesehenen Objekte gleich groſs erscheinen müssen, woraus von selbst folgt, daſs ein gegebenes Objekt um so kleiner erscheint, je entfernter vom Auge es ist, weil eben mit der zunehmenden Entfernung der Sehwinkel kleiner wird. Es fragt sich, ob es möglich ist, für die Gröſse der Maſseinheit des Gesichtssinns einen absoluten Wert aufzustellen, d. h. in bekannten Raumwerten auszudrücken, wie groſs uns ein Objekt erscheint, welches unter einem bestimmten Winkel gesehen wird, mit andern Worten, dessen Bild so und so viel sensible Elemente der Netzhaut deckt. J. Mueller nahm an, daſs wir die Netzhautbilder in ihrer reellen Gröſse, jeden Gegenstand also in der Gröſse seines Bildes wahrnehmen, ebenso wie die Haut die Gegenstände in der wahren Gröſse der von ihnen gedrückten Hautfläche wahrnehme. Das ist entschieden falsch, und wenn es so wäre, so wäre es ein reiner Zufall, da ja von einer direkten Einwirkung der Netzhautbilder durch ihre Gröſse auf das Sensorium, gewissermaſsen einer Spiegelung derselben in dem Sensorium, keine Rede sein kann. Volkmann hat auſserdem aus Webers Tastexperimenten nachgewiesen, daſs auch die Haut die Tastobjekte keineswegs in ihrer reellen Gröſse wahrnimmt. Wäre dies der Fall, so müſste eine Fläche von bestimmter Gröſse von

len Teilen der Haut gleich grofs gefühlt werden; wir haben aber örtert, dafs die Gröfsen- und Distanzschätzungen von verschiedenen autprovinzen aus aufserordentlich differieren. Ein bestimmter Abınd der Zirkelspitzen erscheint an den Lippen viel gröfser als an r Wangenhaut, scheint in rascher Progression abzunehmen, wenn r die Zirkelspitzen in unverändertem Abstand von den Lippen gen das Ohr über die Haut verschieben u. s. w. Es gibt keine dre haltbare Erklärung dieser Thatsache als die WEBERsche, dafs sschliefslich die Zahl der zwischen den Zirkelspitzen liegenden npfindungskreise die relative Distanzschätzung bestimmt, die zunehende Gröfse derselben von den Lippen nach dem Ohr zu daher e scheinbare Distanzverringerung bedingt. Die Gröfse der Mafsheit einer räumlichen Sinneswahrnehmung läfst sich aber nun d nimmermehr durch einen absoluten Wert ausdrücken, an den elenvorgang, welchen wir räumliche Wahrnehmung nennen, läfst h keine materielle Elle anlegen. Was für den Tastsinn gilt, gilt ch für den Gesichtssinn. Sähen wir die Gegenstände in der ellen Gröfse ihrer Netzhautbilder, so müfsten wir sie alle aufserdentlich viel kleiner sehen, als wir sie fühlen, da das Bild eines egenstandes bei seiner Annäherung bis zum Nahepunkt des Auges mer noch viel kleiner als er selbst ist. Wie bei der Haut stellt e kleinste wahrnehmbare Distanz die Mafseinheit für die Gröfsenhätzung des Auges dar; einen Zahlenwert können wir aber auch er der Mafseinheit nicht geben, d. h. wir können wohl, wie oben schehen ist, genau berechnen, wie grofs die reelle Distanz zweier en noch gesondert wahrnehmbarer Eindrücke auf der Netzhaut ist, cht aber angeben, wie grofs wir diese Distanz sehen. Hätten die afseinheiten, nach welchen Gesichtssinn und Tastsinn messen, gleiche solute Werte, dann würden wir trotz der Verkleinerung des Netzutbildes nahe Objekte beträchtlich viel gröfser sehen, als wir sie hlen, denn die kleinste wahrnehmbare Distanz beträgt für den nger 2000 μ, für die Mitte der Netzhaut aber nur 2 μ, es rd also selbst das kleine Netzhautbild eines im Nahepunkt befindhen Stäbchens von etwa 30 mm Länge sehr viel mehr sensible emente decken, als das Stäbchen selbst bei Berührung mit der ut des Fingers. Es besteht aber kein solcher Widerspruch in n Aussagen beider Sinne, oder vielmehr, weil wir weder die röfsenwahrnehmungen der Haut noch die des Auges nach objektiven afswerten bestimmen können, sind wir auch aufserstande beide teinander zu vergleichen, unmittelbar aufeinander zu reduzieren. er kann sagen, er sehe einen Gegenstand gröfser oder kleiner als ihn fühle? Wer kann überhaupt von einem Objekt, von dem noch nicht durch Erfahrung weifs, wie grofs es auf oder neben iem bereits mit objektivem Mafs gemessenen Gegenstand erscheinen irde, sagen, wie grofs er es sieht? Man lasse eine Anzahl unbengener Personen durch ein Mikroskop Blutkörperchen betrachten

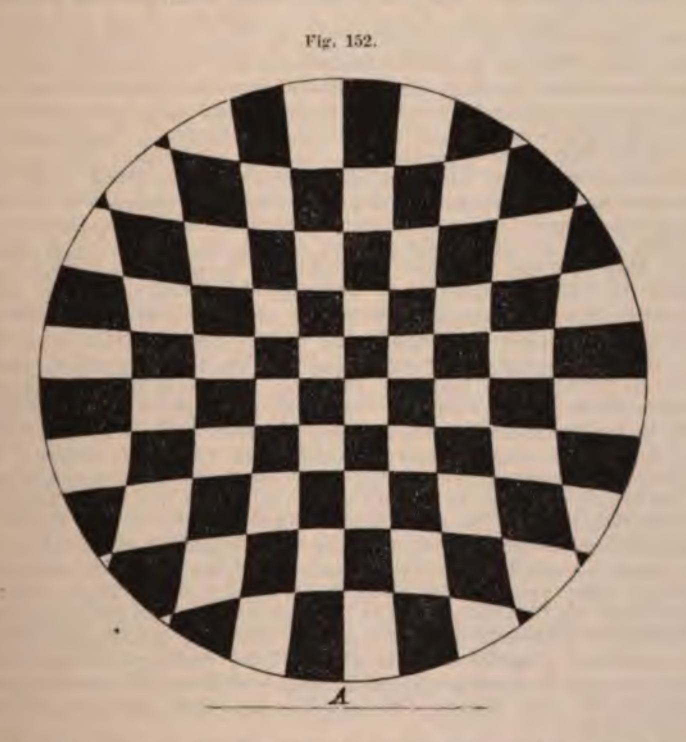
und frage jeden für sich, wie grofs er sie sehe; der eine wird sie mit einem Hirsekorn, der andre mit einer Münze vergleichen, der eine mit so soviel Recht oder Unrecht wie der andre, abgesehen davon, dafs die Angabe eines Vergleichsobjekts noch keine Mafsangabe ist. Ein Seelenmafsstab zur direkten Messung der wahrgenommenen Gröfse fehlt, und ebenso fehlt ein objektiver Mafsstab, dessen Einheitswerte schon durch Erfahrung bekannt sind, zur Vergleichung. Werfen wir durch einen Spiegel oder ein Prisma das mikroskopische Bild auf ein in bestimmter Entfernung aufgestelltes Papier, so werden alle Personen in annähernd gleicher Weise die Gröfse desselben angeben, nicht weil sie jetzt imstande wären, die Wahrnehmungsgröfse des Bildes direkt zu messen, sondern weil jeder auf dem Erfahrungswege eine Vorstellung, wie grofs ihm in gleichen Entfernungen die Abteilungen eines bekannten physischen Mafses erscheinen, gewonnen und sich eingeprägt hat.

Die Lehre, dafs die primitive Gröfsenwahrnehmung auf einer vergleichenden Schätzung der Zahl der Empfindungseinheiten beruhe, steht nicht unbestritten da. PANUM[1] hat behauptet, sie sei überhaupt nur der Herstellung einer vollständigen Analogie zwischen Tast- und Gesichtssinn zuliebe ausgedacht. Abgesehen davon, dafs eine solche Analogie mit Bestimmtheit vorausgesetzt werden mufs, da es sich um die Erklärung eines identischen Vermögens der Seele, die Empfindungen beider Sinne mit räumlichen Vorstellungen zu verknüpfen, handelt, erscheinen weder PANUMS Einwände gegen die fragliche Lehre, noch die von ihm an ihre Stelle gesetzte Lehre haltbar. Wenn PANUM sagt, die Gröfsenwahrnehmung hänge hauptsächlich und prinzipiell von der Gröfse des Netzhautbildes ab, so ist das kein Gegensatz zu unsrer Theorie. Wir betrachten ja auch die Gröfsenwahrnehmung als bedingt durch die Gröfse des Netzhautbildes, nur dafs wir das Moment, durch welches das letztere auf die Seele wirkt und die Bildung von Gröfsenvorstellungen schafft, in der Zahl der gereizten Elemente suchen, während PANUM die Gröfsenwahrnehmung als notwendige Folge der Projektion der Netzhauteindrücke nach Richtungslinien betrachtet. Nach den vorstehenden Erörterungen über dieses angebliche Konstruktionsverfahren bedarf die PANUMsche Anschauung keiner weiteren Widerlegung. Auch HERING erkennt die unbedingte Abhängigkeit der Gröfsenwahrnehmung von der Zahl der gereizten Netzhautpunkte, indirekt der Gröfse des Sehwinkels, nicht an. HERING behauptet, dafs er seine Hand in 8″ Entfernung mit einem Auge genau ebenso grofs sehe, wie in 16″ Entfernung, obgleich in ersterem Fall das Netzhautbildchen etwa den doppelten Durchmesser wie im zweiten habe, und dieselben Netzhautteilchen also einen vierfach kleineren Flächenraum zu füllen haben. Das ist ebenfalls kein Einwand gegen unsre Lehre. Allerdings vernachlässigen wir, nachdem wir wissen, dafs es dieselbe Hand ist, welche wir in allen ihr möglichen Abständen und daher stufenweisen Verkleinerungen sehen, die unmittelbar der Wahrnehmung sich aufdrängende Gröfsendifferenz und halten uns beim Erblicken unsrer Hand mehr oder weniger an die aus Erfahrung uns bekannte absolute Gröfse derselben; aber wenn wir aufmerksam die relativen Gröfsen in verschiedenen Entfernungen vergleichen, drängt sich ihre Differenz ebenso deutlich der Wahrnehmung auf, als wenn wir gleichzeitig die eine Hand 8″, die andre 16″ vor das Auge halten. Ferner wendet HERING gegen die Abhängigkeit der Gröfsenwahrnehmungen von den Mengeverhältnissen der erregten Sonderteilchen der Netzhaut ein, dafs der blinde Fleck keine Kontraktion des Sehraums verursache. Die Entkräftung

[1] PANUM, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 1. p. 2.

dieses Einwandes liegt in den Erörterungen über den blinden Fleck, welche wir oben gaben. Man könnte ferner gegen unsre Lehre die Thatsache einwenden[1], dafs wir mit den seitlichen Netzhautpartien die Gegenstände nicht kleiner sehen als mit den zentralen, wie zu erwarten wäre, da die Durchmesser der Empfindungskreise vom gelben Fleck aus nach aufsen hin rasch zunehmen, daher ein Bild von bestimmtem Durchmesser eine um so geringere Zahl von Empfindungskreisen deckt, je weiter vom gelben Fleck es liegt. Eine solche scheinbare Verkleinerung der Gesichtsobjekte erfolgt nun zwar beim Sehen mit peripheren Netzhautstellen thatsächlich[2], beruht jedoch nach CLASSEN[3] auf dem

Fig. 152.



rein physikalischen Grunde, dafs der hintere Knotenpunkt weniger weit von den peripheren Teilen als vom Zentrum der Netzhaut absteht[4], die Bilder gleich grofser Gegenstände bei unverändertem Akkommodationszustande mithin dort kleiner als hier ausfallen und also auch kleiner geschätzt werden. Welche auffällige Dimensionen die Verkleinerung der Gesichtsobjekte bei indirekter Betrachtung annehmen kann, beweist CLASSEN an der beigefügten von HELMHOLTZ ursprünglich in einer andren Absicht entworfenen Zeichnung (Fig. 170 der physiolog. Optik p. 553). Führt man dieselbe in 5fach vergröfsertem Mafsstabe aus und fixiert die Mitte derselben aus 20 cm Entfernung (HELMHOLTZ), oder

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*. p. 562.
[2] Vgl. HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*. p. 570, u. v. WITTICH, *Arch. f. Ophthalm.* 1863. Bd. IX. Abth. 3. p. 10.
[3] CLASSEN, *Physiol. d. Gesichtssinnes*. Braunschweig 1876. p. 120.
[4] LANDOLT u. NUEL, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 3. p. 301, u. STAMMESHAUS, ebenda. 1874. Bd. XX. Abth. 2. p. 147.

fixiert auch nur die Mitte der vorliegenden Kopie (Fig. 152) aus einem Abstande von 3—4 cm (Classen), so sollen nach Helmholtz und Classen die breiteren schwarzen und weifsen Felder der Randpartien ebenso klein und ebenso geradlinig begrenzt erscheinen wie die in Wirklichkeit kleineren der Mittelzone. In ganz analoger Weise wird durch v. Wittich berichtet, dafs von seinem Auge eine überall gleich breite Linie im Bereiche des direkten Sehens breiter als im Bereiche des indirekten taxiert werde. Ob den vorstehenden Angaben eine ganz allgemeine Gültigkeit beizumessen ist, mufs dahingestellt bleiben. Dem Herausgeber dieses Lehrbuchs wenigstens will es auch bei genauestem Fixieren nicht glücken, sich von dem beschriebenen Modifikationen der Gröfsenwahrnehmung zu überzeugen. Zugegeben aber, dafs der obigen physiologischen Forderung hinsichtlich der Netzhautperipherie nicht entsprochen wird, so erklärt sich dieser Verstofs gegen die Konsequenz des angeborenen Mafsprinzips wiederum hinreichend aus dem grofsen Einflufs, welchen die Erfahrung auf die Gröfsenwahrnehmung ausübt, und vermöge dessen sie die alleinige Verwertung des von Natur gegebenen absoluten Mafsmittels verhindert. In zahllosen Fällen wandert ja das Bild eines Gegenstandes, von dem wir wissen, dafs er derselbe und an seinem Ort bleibt, wie z. B. eines Fingers unsrer Hand, über die mit Absicht oder zufällig bewegte Netzhaut, tausendmal rücken wir absichtlich durch Augendrehung ein undeutliches Seitenbild in das Netzhautzentrum; es wäre ein Wunder, wenn wir nicht bald zu dem Schlufs kämen, dafs der scheinbare Gröfsenwechsel, welcher mit der Verschiebung verbunden ist, eben nur ein scheinbarer ist, eine kleinere Zahl seitlicher Eindrücke derselben relativen Gröfse entspricht, wie eine gröfsere Anzahl zentraler. Wenn wir ebenso oft Gelegenheit und dringende Veranlassung hätten, gleiche Objekte z. B. mit Fingerspitzen und Wangenhaut vergleichend auf ihre Gröfse zu prüfen, so würden wir auch im Gebiete des Tastsinns zu einer entsprechenden Reduktion der Mafseinheiten aufeinander kommen. Es dürfte somit gegen den Lehrsatz, dafs die primitive Gröfsenwahrnehmung auf einer Vergleichung der Zahl der Elementareindrücke beruht, ein haltbarer Einwand kaum vorliegen. Einige, welche ihm Gültigkeit absprechen, behaupten, dafs die Gröfsenwahrnehmung in den „Raumverhältnissen, nicht in den Mengeverhältnissen der durch Licht erregbaren Sonderteilchen der Netzhaut“ begründet sei. Dadurch dafs jeder erregte Netzhautpunkt neben der Lichtempfindung ein Raumgefühl, gemischt aus einem Höhen-, Breiten- und Tiefengefühl, erwecke, welches die Seele zwinge, den Eindruck in einem bestimmten Abstand über oder unter, rechts oder links, vor oder hinter dem Fixationspunkt in den Sehraum einzutragen, meint Hering, sei von selbst die Wahrnehmung der relativen Gröfsen von Eindrucksreihen oder Distanzen gegeben. Indessen dürfte wohl mit der richtigen Juxtaposition der Eindrücke um den Fixationspunkt nach Höhe und Breite nur eine notwendige Vorbedingung für die relative Gröfsenschätzung, nicht aber das Mafsmittel selbst gegeben sein.

Wir haben bereits erwähnt, dafs es sich bei der hier in Rede stehenden Methode der Gröfsenschätzung mit dem Auge nicht um eine wirkliche Zählung der getroffenen einzelnen Empfindungskreise, sondern nur um eine approximative vergleichende Schätzung der Summen von Empfindungselementen handelt. Daraus erklärt es sich, dafs die Fähigkeit des Auges, Gröfsendifferenzen aufzufassen, einer beträchtlichen Verfeinerung durch Übung zugänglich ist; die äufserste Grenze dieser Verfeinerung ist selbstverständlich dann erreicht, wenn das Auge noch solche Gröfsen als verschieden erkennt, welche nur um eine Mafseinheit, deren Netzhautbilder demnach nur um einen Empfindungskreis mehr oder weniger differieren.

f die Feinheit der Auffassung von Gröſsendifferenzen mit dem
ge übt der absolute Wert der verglichenen Gröſsen einen wesent-
en Einfluſs. Während WEBER, FECHNER und VOLKMANN[1] aber
nden zu haben glaubten, daſs die kleinsten erkennbaren Gröſsen-
erschiede, z. B. Längenunterschiede zweier Linien, bei allen
oluten Längenmaſsen gleichen Bruchteilen der letzteren entsprechen,
r in der Ausdrucksweise des FECHNERschen psychophysischen
etzes, daſs der kleinste eben merkliche Extensionszuwachs für
absoluten Gröſsen gleichen relativen Wert besitzt, haben neuere
bachtungen von CHODIN[2] auch in diesem Gebiete die Ungültig-
der FECHNERschen Lehre dargethan. Auch hier hat sich er-
en, daſs der Feinheit (Schärfe) des Unterscheidungsvermögens,
. dem Quotienten aus dem eben merklichen Reizunterschiede
ch die absolute Reizgröſse, die geforderte Konstanz fehlt. Die
pfindlichkeit gegen Extensionsdifferenzen verhält sich vielmehr
z analog wie die Empfindlichkeit gegen Intensitätsdifferenzen
o. p. 515), hat bei mittleren Distanzen ein Maximum, nimmt
egen sowohl bei Vergröſerung als auch bei Verkleinerung der-
en kontinuierlich ab, im letzteren Falle etwas schneller als im
eren. Die höchste Schärfe der relativen Gröſsenschätzung lag
einer der von CHODIN mitgeteilten Versuchsreihen bei 20 mm
olutem Längenmaſs, wo schon ein Zuwachs von nur $^{1}/_{2,66}$ mm
rgenommen wurde, die Feinheit der Schätzung also $^{1}/_{53}$ betrug.

Es ist an und für sich selbst klar, daſs die Genauigkeit unsrer
ſsenschätzung mit abhängen muſs von der Schärfe des Sehens,
also auch, daſs wir geneigt sein werden, den Punkt des schärfsten
ens, die *fovea centralis*, bei der Fixierung irgend welcher Raum-
ſsen durch das Auge vorzugsweise in Gebrauch zu ziehen. Da
letzteren gewöhnlich aber viel zu groſs sind, als daſs ihre Bilder
schlieſslich auf jener anatomisch und physiologisch bevorzugtesten
lle der Retina Platz finden könnten, so pflegen wir sehr häufig
er optisches Maſs nach einer andren Methode zu gewinnen als
ch die approximative Schätzung der Bildgröſse. Die zweite Methode
Gröſsenschätzung durch das Auge besteht darin, daſs wir die
lle des schärfsten Sehens successive über alle Punkte
zu messenden Körpers hinwegführen, die Gesichts-
ie also den Sehwinkel beschreiben lassen, von dessen
ſse die Wahrnehmungsgröſse abhängt, und das gewünschte Maſs
der Qualität und Intensität der Muskelgefühle entnehmen,
che die Bewegung begleiten. Besonders häufig wenden wir diese
hode bei der Gröſsenmessung solcher Objekte an, welche nicht
ganzer Ausdehnung im Sehraum des unbewegten Auges Platz

[1] E. H. WEBER, R. WAGNERS *Handwörtb. d. Physiol.* Bd. III. Abth. 2. p. 559. — FECHNER,
ophysik. Bd. I. p. 211.
[2] CHODIN, *Arch. f. Ophthalm.* 1877. Bd. XXIII. Abth. 1. p. 1.

haben. Wollen wir z. B. die Höhe eines Turms, vor dem wir stehen, schätzen, so richten wir die Gesichtslinie zunächst auf die Spitze des Turms und bewegen dann das Auge oder den Kopf so, daſs sie gewissermaſsen am Turm herabgleitet bis zur Basis. Wollen wir die Längen zweier Linien vergleichen, so führen wir den Blick abwechselnd über die eine und über die andre von dem einen Endpunkt zum andren und wiederholen diese Bewegung, bis sie uns zu einem sicheren Urteil verholfen hat. Wollen wir die Mitte einer Linie ausfindig machen, so lassen wir die Augenachse wiederholt den Sehwinkel der ganzen Linie beschreiben und probieren dann aus, bei welcher Teilung der Bewegung auf dem Wege der Linie jeder Teil ein Muskelgefühl von gleichem Gröſsenwert erzeugt. Ganz ebenso vergleichen wir Flächen, indem wir die Gesichtslinie in verschiedenen Richtungen über dieselben hinweg oder um sie herum bewegen. Diese Methode erhält durch Übung eine solche Sicherheit, daſs wir sie oft auch da anwenden, wo die Gröſsenschätzung nach der Zahl der Empfindungskreise mit dem unbewegten Auge anwendbar ist, d. h. auch bei solchen Gröſsen, deren Bilder auf der Netzhaut des unbewegten Auges Platz haben, aber die Stelle des deutlichsten Sehens einigermaſsen überragen und sich in die seitlichen Regionen der Netzhaut, deren Eindrücken wir überhaupt wenig Aufmerksamkeit zu schenken gewohnt sind, erstrecken. Schwer begreiflich ist, wie man bei dieser Methode die Bildung der Gröſsenvorstellung durch Interpretation der Muskelgefühle ableugnen, welche andre haltbare Erklärung man aufstellen könnte. Wenn auch möglicherweise hier und da den Muskelgefühlen zu viele Leistungen aufgebürdet worden sind, so wird die in Rede stehende wohl ebensowenig mit Grund angezweifelt werden können, wie diejenige, welche jenen Gefühlen bei der Taxierung gehobener Gewichte auferlegt wird. Schlieſsen wir unsre Augen, so wissen wir, wie wir oben behaupteten, stets, wohin der Blick gerichtet ist, aber wenn wir es selbst nicht wüſsten, so begleitet doch jede Bewegung der geschlossenen Augen eine getreue Vorstellung von der Gröſse und Richtung der Bewegung. Wenn man behauptet, diese Vorstellung werde nicht aus den fraglichen Muskelgefühlen abgeleitet, sondern es sei der Willensakt, eine Bewegung von bestimmter Gröſse und Richtung hervorzubringen, dessen wir uns bewuſst würden, so ist hiergegen einzuwenden, daſs den Willensimpulsen an und für sich kein eignes Maſs inwohnt (s. o. p. 198), daſs also etwas Andres dasein muſs, woran wir den Vollzug des Willensbefehls kontrollieren: die Kontrolle können nur Empfindungen führen, und bei geschlossenem Auge bleiben keine andern Empfindungen übrig, als eben die Muskelgefühle.

Als eifrigster Gegner des Muskelsinns ist Hering aufgetreten. Er leugnet jedwede durch die Thätigkeit der Augenmuskeln (wie aller übrigen Muskeln) erweckte Empfindung, welche bei den Gesichtswahrnehmungen mit-

wirken könnte, folglich auch, daſs die Gröſsenwahrnehmung mit Hilfe des bewegten Auges auf einer Auslegung von Muskelgefühlen beruhe. Nach ihm gewinnen wir dieses Urteil einerseits aus dem Bewuſstsein des Willensaktes, welcher die Gröſse der Bewegung des Auges bestimmt, anderseits aus der Wanderung der Sehdinge über die Netzhaut, welche vermöge ihres Ortssinns die Ausführung des Willenbefehls kontrolliert. Als Beweis gegen die Beteiligung von Empfindungen, welche die Muskeln vermöge ihres Kontraktionsgrades erwecken, führt HERING eine Reihe von Thatsachen an, welche sämtlich zeigen, daſs alle willkürlichen, wenn auch noch so energischen Kontraktionen der Augenmuskeln zu keinen Vorstellungen von der Bewegung des Auges und den indirekt damit zusammenhängenden objektiven Verhältnissen führen, daſs die bei unwillkürlichen Änderungen der Augenstellung eintretende Verschiebung der Netzhautbilder auf eine Bewegung der Sehdinge, nicht wie bei den willkürlichen auf eine Bewegung der Augen bezogen werde. Dreht man sich mehrmals um sich selbst und bleibt dann stehen, so treten bekanntlich unwillkürliche Nachbewegungen der Augen ein, sie drehen sich in der vorangegangenen Drehrichtung zwangsweise weiter, springen zurück, um dieselbe Seitenbewegung zu wiederholen u. s. f. Von diesen heftigen Bewegungen soll man nach HERING bei geschlossenen Augen gar nichts bemerken; ein vor der Drehung in ihnen erzeugtes Nachbild soll trotz der Zwangsbewegung unbewegt erscheinen, während beim Öffnen der Augen bekanntlich die äuſseren Objekte in entgegengesetzter Richtung um uns zu kreisen scheinen. Die Richtigkeit der ersten Angabe wird indessen durch O. FUNKE[1], welcher bei genauer Konzentration der Aufmerksamkeit auf den Zustand seiner geschlossenen Augen ihre Zwangsbewegung deutlich wahrnehmbar findet, in Frage gestellt Nach ihm bemerkt der Unbefangene dieselbe deshalb nicht und macht nur deshalb bei geöffneten Augen den Trugschluſs auf die Bewegung der Auſsendinge, weil wir gewohnt sind, nur den willkürlich hervorgerufenen Augenbewegungen unsre Aufmerksamkeit zu schenken, die unwillkürlich entstandenen dagegen unbeachtet lassen und daher zu einem falschen Schluſs induziert werden.

Die relativen Gröſsenwahrnehmungen, welche wir als direkte Resultate der erörterten beiden Methoden erhalten, lernen wir auf dem Wege der Erfahrung mit absoluten Gröſsenvorstellungen verknüpfen. Da ein und dasselbe Gesichtsobjekt von gegebener absoluter Gröſse seine scheinbare Gröſse in weitem Umfang mit seinem Abstand vom Auge ändert, mit andern Worten, da die Zahl der von seinem Bilde eingenommenen Empfindungskreise um so geringer wird, je weiter vom Auge es entfernt ist, so liegt auf der Hand, daſs wir den objektiven Verhältnissen entsprechende absolute Gröſsenvorstellungen nur gewinnen können, wenn wir die Entfernungen der Objekte vom Auge zu erkennen und in Rechnung zu bringen lernen. Die Wahrnehmung der Entfernung ist kein Akt primitiver Sinnesthätigkeit; da wir überhaupt erst lernen, Gesichtsobjekte als Auſsendinge unserm empfindenden Ich gegenüberzusetzen, so kann selbstverständlich von einem ursprünglichen Erkennen des Abstandes derselben von unserm Auge keine Rede sein; was die relativen Tiefenverhältnisse der Gesichtsobjekte untereinander betrifft, so kann man das Vermögen zur Tiefenwahrnehmung überhaupt seiner Anlage nach für ebenso ursprünglich ansehen als das der Höhen- und Breitenwahrnehmung, braucht deshalb aber nicht zu bezweifeln, daſs

---

[1] O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. Bd. II. p. 418.

Erfahrung und Übung einen sehr erheblichen Einfluſs auf die Vervollkommenung desselben ausüben. Hinsichtlich des binokularen Sehens bietet sich, wie wir später genauer zu besprechen haben werden, nachweislich in der bewuſst werdenden Thätigkeit der äuſseren Augenmuskeln, wiederum also in der Auslegung von Muskelgefühlen, ein sehr wichtiges Moment für die Taxierung der absoluten und relativen Tiefendistanz, das monokulare Sehen mit unbewegtem Auge verfügt natürlich über dieses Hilfsmittel nicht. Erfahrung und Übung können mithin an dem Zustandekommen der auch hier noch vorhandenen wenn auch unsicheren Tiefenwahrnehmungen nur insofern beteiligt sein, als einerseits die Wahrnehmungen des Einzelauges noch von dem bei der Erziehung des Doppelauges erlernten entlehnen, anderseits auch der im Innern des Auges befindliche, seiner mechanischen Wirkung nach schon früher betrachtete Akkommodationsmuskel durch die Empfindungen, welche seine zur Entfernung der Gesichtsobjekte in Beziehung stehende Aktion begleiten, Entfernungsvorstellungen vermittelt. Einen überzeugenden Beweis für die in Rede stehende Bedeutung des *tensor chorioideae* haben wir schon bei einer andren Gelegenheit kennen gelernt (Bd. II, p. 405). Betrachten wir blaue und rote in einer Ebene gelegene Farbenfelder, so erscheinen die roten unserm Auge näher als die blauen, offenbar nur deshalb, weil es einer gröſseren Akkommodationsanstrengung bedarf, um die weniger brechbaren Strahlen jener als die stärker brechbaren dieser auf der Retina zum Bilde zu vereinigen, und weil uns aus Erfahrung bekannt ist, daſs der Tensor eine um so kräftigere Aktion einzuleiten hat, je kleiner die Entfernung der Gesichtsobjekte ist, von welcher wir uns scharfe Bilder verschaffen wollen. Immerhin kann aber die Verwendung der Akkommodationsgefühle zu Entfernungsschätzungen nur eine beschränkte sein und innerhalb der gesteckten Grenzen nur sehr ungefähre Resultate ergeben. Denn erstens erstreckt sie sich nur über den bei den meisten Personen relativ kleinen Teil der Sehraumtiefe, welchen wir früher als Akkommodationsbreite bezeichnet haben. Über den Fernpunkt hinaus gelegene Objekte können keine Veränderung ihrer Deutlichkeit durch Akkommodation erfahren, folglich auch die Akkommodationsgefühle nichts zu ihrer Entfernungsschätzung beitragen. Ferner sind auch innerhalb dieser Grenzen einigermaſsen genaue Schätzungen nur innerhalb der an den Nahepunkt grenzenden Strecke zu erwarten, weil mit der Annäherung eines Gegenstandes ans Auge die Abstandsdifferenzen, welche einen bestimmten Grad der Akkommodationsänderung erfordern, in rascher Progression kleiner werden, mithin einem bestimmten Grade der Zunahme des Muskelgefühls immer kleinere Entfernungsdifferenzen entsprechen; daſs innerhalb der Grenzen der CZERMAKschen Akkommodationslinie im engeren Sinne Entfernungsunterschiede mit dem Auge gar nicht erkennbar sind, versteht sich von selbst. Ferner ist zu erwarten,

ifs, da nur die aktive Kontraktion eines Muskels von einem An-
rengungsgefühl begleitet wird, nicht aber die passive Erschlaf-
ng, wir aus den Akkommodationsgefühlen nur die wachsende
nnäherung eines Objekts, nicht aber seine allmähliche Ent-
rnung richtig beurteilen werden, endlich, dafs die Einflüsse der
rmüdung einerseits und der Übung anderseits bei diesen wie bei
ıdern Leistungen der Muskelgefühle sich geltend machen müssen.
lle diese Voraussetzungen sind durch eine Reihe interessanter Ver-
ıche von Wundt[1] direkt bestätigt worden. Wir können auf die-
lben nicht spezieller eingehen, bemerken nur, dafs bei ihnen
ıtürlich die Einmischung andrer Momente, auf welche wir Ent-
rnungsurteile basieren, möglichst unschädlich gemacht oder wenigstens
ı Rechnung gebracht wurde.

Beseitigen wir das eben besprochene unvollkommene Hilfsmittel
ır Bildung von Entfernungsschätzungen ganz, z. B. dadurch, dafs
ir den Tensor durch Einbringen von Atropinlösungen ins Auge
hmen, so ist die Fähigkeit zur monokularen Tiefenwahrnehmung
eineswegs aufgehoben, da der reiche Erfahrungsschatz, welchen
ir durch die binokulare Betrachtung der Gesichtsobjekte und durch
en Tastsinn gesammelt haben, welcher uns auch zur körperlichen
ıuffassung der Gegenstände eines Gemäldes oder einer Zeichnung
erhilft, immer noch übrig bleibt. Das aus der Erfahrung bekannte
usammentreffen einer bestimmten Verteilung von Licht und Schat-
en mit bestimmten Körperformen, die ebenfalls durch Erfahrung
ingeprägte perspektivische Neigung der nicht in gleichen Ebenen
efindlichen Konturen bekannter Körper, endlich die Erfahrung
ber die successive Abnahme der scheinbaren Gröfse eines Objekts
der einer bestimmten Einzelheit desselben mit der wachsenden Ent-
rnung vom Auge, das sind die Unterlagen zur psychischen Aus-
rbeitung des monokularen Sehfeldes nach der Tiefe. Eine Kugel
nterscheiden wir bei einseitiger Beleuchtung auch mit einem Auge
on einer Scheibe auf Grund der als charakteristisch erkannten Ver-
eilung von Licht und Schatten. Dasselbe Moment und die per-
pektivische Neigung der Konturen hilft uns einen Würfel, von
em wir mehr als eine Seite sehen, monokular als solchen erken-
en. Die regelmäfsige Abnahme der scheinbaren Gröfse der
äume einer Allee oder der Häuser einer Strafse, welcher wir ent-
ıng blicken, im Verein mit der perspektivischen Neigung der
onturen lehrt uns die einzelnen Bäume und Häuser hinterein-
nder setzen, auch wenn wir die Prüfung durch die Akkommoda-
ionsmuskelgefühle nicht zu Hilfe nehmen. Aber wir setzen die
äume nicht nur überhaupt hintereinander, sondern auch annähernd
n die richtigen Abstände, wir schätzen die Länge der Allee oder
trafse; aus Erfahrung wissen wir nicht allein, dafs die scheinbare

[1] Wundt, *Zeitschr. f. rat. Med.* III. R. Bd. VII. p. 321, u. *Beitr. z. Theor. d. Sinnes-
ahrnehmung.* Leipzig u. Heidelberg 1862. p. 105 u. fg.

Gröfse eines bestimmten Objekts überhaupt abnimmt, wenn wir es durch Bewegung mit der Hand vom Auge abrücken oder uns gehend von ihm entfernen, sie lehrt uns auch, in welchem Mafse diese Verkleinerung bei bestimmten Graden des durch willkürliche Bewegung vermehrten Abstandes zunimmt. Wir prägen uns für bestimmte Objekte eine Skala der scheinbaren Gröfsen, welche zu bestimmten, aus den Muskelgefühlen abgeleiteten Entfernungsvorstellungen gehören, ein und lernen auf diese Weise, scheinbar unmittelbar, an jedes beliebige Glied der Skala, an jede beliebige scheinbare Gröfse eines Objekts, welches für den Erwerb solcher Erfahrungen überhaupt zugänglich war, eine Vorstellung von seiner Entfernung knüpfen. Die Entfernung des Mondes können wir weder binokular noch monokular taxieren, weil uns bei ihm alle direkten Mittel zur Wahrnehmung der Entfernung im Stich lassen, und ebenso der Erfahrungsmafsstab; wir besitzen keine Erfahrungen über die successive Änderung seiner scheinbaren Gröfse in verschiedenen durch Muskelgefühle mefsbaren Abständen vom Auge. Auf dem offenen Meere, unter Schneebergen, überall wo bekannte Objekte, für welche die erörterte Skala unserm Gedächtnis eingeprägt ist, fehlen, verläfst uns ebenfalls jede sichere Schätzung der Entfernung. Auf offenem Meere, sobald die Wasserfläche leer ist, staunen wir über den geringen Umfang der Aussicht. Der Horizont scheint in leicht erreichbarer Nähe auf dem Wasser zu ruhen. Sobald jedoch am Horizont ein Schiff auftaucht, nimmt die Fläche mit einem überraschenden Sprunge eine enorme Tiefendimension an, weil die Gröfse des Schiffes in der Nähe uns bekannt ist, und die Erfahrung uns sagt, in welche enorme Entfernung es von uns gerückt sein müsse, um zu einer so geringen scheinbaren Gröfse herabzusinken. Befinden wir uns in einer Alpengegend, wo nur nackte Felsen, Schneeflächen und Gletschermassen im Sehfeld sind, so unterschätzen wir alle Entfernungen und absoluten Gröfsen in enormem Mafse, die gröfsten Bergriesen schrumpfen zu Hügeln ein, wir meinen einen stundenbreiten Gletscherstrom mit einem Stein überwerfen zu können, bis unser Blick auf ein Objekt von bekannter Gröfse, vielleicht einen Wanderer auf der Gletscherfläche fällt, welcher jetzt zum Mafsstab wird und unsrer Vorstellung von der Gröfse und Entfernung der Berge und Eismassen die gewaltigen Dimensionen aufzwingt.

Die Schätzung von Gröfsen und Distanzen entspricht in zahlreichen Fällen nicht den Werten, zu welchen eine strenge Beachtung der Zahl der Empfindungskreise führen müfste. Es ist fraglich, ob alle diese Abweichungen einem gemeinschaftlichen Erklärungsprinzip unterzuordnen sind; jedenfalls sind wesentlich verschiedene Erklärungen für verschiedene hierher gehörige Thatsachen versucht, ja einige derselben sogar als Beweise gegen die Abhängigkeit der Gröfsenwahrnehmung von der Zahl der Empfindungskreise überhaupt benutzt worden. Sicher die meisten solcher Verstöfse unsrer Gesichtswahrnehmungen gegen die objektiven Gröfsenverhältnisse sind psychischer Natur, d. h. beruhen darauf, dafs die Seele sich durch irgend welche Momente verleiten läfst, die Zahl der Mafseinheiten zu überschätzen oder zu unterschätzen, oder die Vorstellung von den absoluten

Werten, welche sie an die Mafseinheit knüpft, zu vergröfsern oder zu verkleinern. Ein Beispiel reiner Urteilstäuschung ist die bekannte Erscheinung, dafs uns Sonne und Mond beim Auf- und Untergange beträchtlich gröfser erscheinen, als wenn sie sich im Zenith befinden, obwohl sie in allen Fällen unter gleichem Gesichtswinkel erscheinen, ihre Netzhautbilder demnach gleichviel sensible Elementarteile decken. Die Erscheinung hängt mit der andren Täuschung zusammen, dafs uns das Himmelsgewölbe über uns nicht als Halbkugel, sondern als kleineres Stück einer Kugelfläche, uhrglasförmig erscheint, dafs wir die Entfernung zum Zenith geringer als die zum Horizont taxieren. Weil wir den Mond am Zenith uns näher taxieren als den Mond am Horizont, verbinden wir in beiden Fällen verschiedene Gröfsenurteile mit dem gleichgrofsen Netzhauteindruck, weil wir den irrtümlich für näher gehaltenen Mond im Zenith nicht gleich grofs, sondern gröfser als den Mond an dem vermeintlich fernen Horizont zu sehen erwarten. Warum wir aber die Entfernung zum Zenith geringer, als die Entfernung zum Horizont schätzen, ist schwerer bestimmt zu erklären. Es ist dies offenbar ein spezieller Fall einer Reihe analoger Erscheinungen, welche alle darauf hinauslaufen, dafs uns eine gegebene Entfernung gröfser erscheint, wenn wir sie durch bekannte Gegenstände als Marken in einzelne Abteilungen zerlegt, als wenn wir sie ungeteilt von ganz homogenen Eindrücken ausgefüllt erblicken. Die Strecke bis zum Horizont erscheint uns aus zahllosen Teilentfernungen zwischen bekannten Gegenständen der Erde zusammengesetzt, zwischen unserm Auge und dem Zenith fehlen alle Teilungsmarken. Der einfachste Fall der Art ist folgender von Hering angegebene.

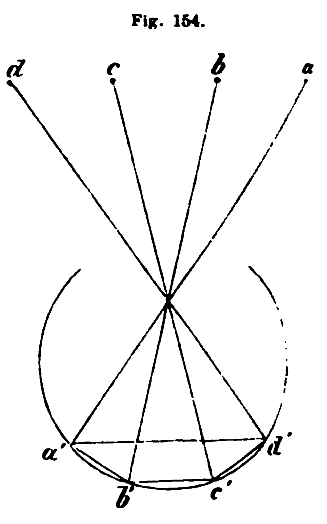
Fig. 153.

Man betrachte monokular die vorstehende Punktfigur; es erscheint die Distanz zwischen den beiden oberen Punkten kleiner, als die zwischen den Grenzpunkten der unteren Reihe, obwohl in Wirklichkeit beide Distanzen absolut gleich sind; die scheinbare Differenz wird noch gröfser, wenn man durch eingefügte Zwischenpunkte die Entfernung zwischen den beiden Grenzpunkten in noch mehr Abteilungen trennt. Hering und nach ihm Kundt [1] haben an die Stelle der psychologischen Erklärung dieser und ähnlicher Täuschungen eine physiologische Hypothese gesetzt, welche dieselben als notwendige Konsequenzen eines für die räumlichen Gesichtswahrnehmungen gegebenen Gesetzes darstellt. Diese Hypothese hat, wie alle, welche Hering zur Lösung der Probleme der räumlichen Wahrnehmungen aufgestellt hat, aufserordentlich viel Bestechendes, nicht an sich, sondern durch die klare Harmonie, in welcher wir durch Herings Scharfsinn die Thatsachen ihr untergeordnet sehen. Diese Hypothese lautet: Der Abstand zweier Dinge im Sehraum wird bestimmt durch die geradlinige Entfernung ihrer Bildpunkte auf der Netzhaut. Wäre die Netzhaut eine ebene Fläche, so würde dieser Mafsstab für die Distanzwahrnehmung im Resultat durchweg gleichbedeutend sein mit dem, welchen wir im Text angenommen haben, der Zahl der zwischen den Bildpunkten liegenden Empfindungskreise. Dadurch aber, dafs die Netzhaut eine Kugelfläche ist,

[1] Hering, *Beiträge* etc. 1861. Heft I. p. 65; u. Kundt, Poggendorffs *Annal.* 1863. Bd. CXX. p. 118.

wird die Übereinstimmung beider Maſse aufgehoben, wie aus folgendem Beispiel ersichtlich ist. *a b c d* (Figur 154) sind vier gleichweit voneinander distante Punkte in der Ebene des Papiers, welche monokular betrachtet werden; ihre Bildpunkte fallen auf die krumme Netzhaut *a' b' c' d'*. Die Entfernung, in welcher *a* und *d* gesehen werden, hängt nach HERING ab von der geradlinigen Entfernung *a' d'*, nicht von der Gröſse des zwischen *a'* und *d'* gelegenen Bogens der Netzhaut, welcher länger als die gerade Linie *a' d'* ist, während, wenn die Wahrnehmung der Entfernung durch die Zahl der Empfindungskreise bestimmt wird, die Länge dieses Bogens, die krumme Entfernung zwischen *a'* und *d'* maſsgebend ist. In gleicher Weise hängt nach HERING die Entfernung, in welcher *a* und *b*, *b* und *c*, *c* und *d* erscheinen, von der Länge der zwischen ihren Bildpunkten gezogenen geraden Linien, nicht von der Länge der zwischen ihnen befindlichen Netzhautbogen ab. Hieraus erklärt sich nach HERING, warum die Punkte *a* und *d* entfernter erscheinen, wenn *c* und *b* zwischen ihnen eingetragen sind, als wenn sie allein auf dem weiſsen Grund sichtbar werden, wie dies wirklich in dem oben erwähnten Fall sich zeigt. Die Entfernungen *a b*, *b c*, *c d* müssen gleich groſs erscheinen, da die Sehnen *a' b'*, *b' c'* und *c' d'* gleich lang sind; da nun aber die Summe dieser drei Teilentfernungen gröſser ist, als die geradlinige Entfernung *a' a'*, welche allein in Rechnung kommt, wenn *a* und *d* isoliert dem Blick sich darbieten, so muſs das eben ausgesprochene Resultat, das scheinbare Wachsen des Abstandes *a d* durch die Einführung von *b* und *c*, eintreten. Es ist unverkennbar, daſs, wenn HERINGS Vordersatz richtig ist, die fragliche Erscheinung nebst andern analogen notwendige Konsequenzen davon sind; unerklärlich bleibt indessen, weshalb die bezeichneten Distanzunterschiede der Sehnen und Bogen in gar keiner Übereinstimmung mit der Gröſse der Schätzungsfehler stehen, sondern etwa um das hundertfache kleiner ausfallen (AUBERT).[1] HERING hat aus seiner Hypothese noch eine weitere Reihe pseudoskopischer Erscheinungen erklärt, deren gemeinschaftliches Wesen er darin sucht, daſs infolge der krummen Gestalt der Netzhautfläche die scheinbare Gröſse von Winkeln und infolge davon die scheinbare Richtung von Linien sich ändert. Beispiele über Veränderungen von Winkeln und Linienrichtungen haben wir bereits oben aus VOLKMANNS Versuchen über die Veränderungen eines konstanten Nach- oder Schattenbildes mit der Lage der Projektionsfläche angeführt. Die Fälle, welche hier in Betracht kommen, wollen wir an einem der bekanntesten und auffallendsten Beispiele, welches von ZOELLNER[2] angegeben worden ist, erläutern. Betrachtet man die nachstehende Figur 155 monokular mit senkrecht zur Papierebene gestellter Gesichtslinie und vertikaler Richtung der Längslinien, so zeigen sich an derselben folgende, von den objektiven Verhältnissen abweichende Trugerscheinungen. Erstens erscheinen die schwarzen Längsstriche nicht parallel, wie sie in Wirklichkeit sind, sondern abwechselnd nach unten und oben konvergierend. Zweitens sind die schwarzen Querstriche in der Art noniusgleich verschoben, daſs die diesseits und jenseits eines Längsstrichs befindlichen Abteilungen derselben nicht aufeinander passen

Fig. 154.



[1] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 266.
[2] ZOELLNER, POGGENDORFFS *Annalen.* 1860. Bd. CX. p. 500.

ndern mit ihrer unteren Hälfte gegen die obere am Längsstrich nach ab ärts verrückt gesehen werden. Drittens zeigt die Figur zuweilen, aber nicht nmer, einen auffallenden stereoskopischen Effekt der Art, daſs wir die eichnung auf einem längsgefalteten Blatt zu sehen glauben; die Querstriche heinen mit ihren oberen Hälften gegen die Kämme, mit ihren unteren gegen ie Thäler der Falten gerichtet. Diese Erscheinungen ändern sich erheblich einer für ihre Erklärung wichtigen Weise unter bestimmten Bedingungen. rstens ändert sich der Grad der Konvergenz der Längsstriche, wenn man urch Drehung des Papiers um die Gesichtslinie als Achse die Neigung der ängsstriche ändert; die Konvergenz ist am geringsten, wenn die Längsstriche ertikal oder horizontal liegen, am röſsten, wenn sie um 45° aus der trechten Richtung abgedreht nd. Zweitens ändert sich bei eser Drehung der Zeichnung ich der Grad der noniusartigen erschiebung der Querstriche. tehen die Längsstriche senkrecht, nd also alle Querstriche unter 45° egen die durch den horizontalen eridian des Auges gelegte Ebene) eneigt, oder stehen die Längsriche wagerecht, so erscheint ie Verschiebung auf allen gleich roſs und mittleren Grades; hat an das Papier um 45° gedreht, fehlt die noniusartige Verhiebung gänzlich an den Querrichen, welche nun senkrecht ehen, ist dagegen am gröſsten denen, welche wagerecht liegen. HERING gibt irrtümlich an, daſs letzterem Falle die Verhiebung aller Querstriche am leinsten, bei senkrechten oder agerechten Längsstrichen am röſsten ausfalle.) Drittens ändert sich der Grad der Konvergenz der Längsstriche it der Gröſse des Winkels, welchen die Querstriche mit ihnen bilden; sie ist ich ZOELLNER am auffallendsten bei einem Winkel von 30°, beinahe Null bei nem Winkel von 60°. Viertens ändert sich nach HERING der Grad der onvergenz der Längsstriche und der noniusartigen Verschiebung der Querriche, wenn man die Papierebene aus der ursprünglichen, zur Gesichtslinie nkrechten Lage, bei senkrechter Richtung der Längsstriche allmählich nach nten oder vorn neigt, in der Art, daſs beide Erscheinungen um so mehr verhwinden, je mehr sich das Papier der wagerechten Lage nähert, während ngekehrt, wenn man die Zeichnung bei horizontaler Lage der Längsstriche lmählich umlegt, die Konvergenz und Verschiebung zunehmen. Die Erärungen dieser pseudoskopischen Erscheinungen und ihrer Veränderungen nter bestimmten Bedingungen lauten verschieden. ZOELLNER selbst suchte ie Erscheinungen auf psychische Momente zurückzuführen, als Urteilsiuschungen hinzustellen; die Gegenwart der alternierend geneigten Querstriche n den Längslinien sollte die irrige Vorstellung, daſs sie gegeneinander geeigten Längslinien angehören müſsten, bedingen, die Anerkennung des arallelismus der letzteren trotz der parallelen Netzhautbilder verdrängen. ine ebenfalls psychologische Erklärung gibt VOLKMANN [1] für die Neigung der ängslinien, welche er als einen speziellen Fall der Veränderung von Linien-

Fig. 155.



[1] VOLKMANN, *Physiol. Unters. im Geb. d. Optik.* Heft 1. p. 163.

richtungen durch den Einfluſs der Lage der Projektionsflächen darzuthun sucht. Die geneigten Querstriche sollen als scheinbare perspektivische Konturen bestimmte komplizierte Lagen der Flächen, welchen sie angehören, simulieren, und zwar gehören nach VOLKMANNS oben besprochenen Nachbilderversuchen die von rechts und unten nach links und oben steigenden Querstriche zu solchen Projektionsflächen, welche das Nachbild einer Senkrechten nach rechts ablenken, die umgekehrt gerichteten Querstriche zu Projektionsflächen, welche dasselbe nach links ablenken, daher die abwechselnde entgegengesetzte Neigung der Längslinien in der Figur. Auf die Erläuterung der noniusartigen Verschiebung der Querstrichhälften geht VOLKMANN nicht ein. Endlich haben sich auch HELMHOLTZ und CLASSEN[1], jeder jedoch unter Bezugnahme auf ein andres Prinzip, für die psychologische Natur der durch das ZOELLNERsche Muster bedingten Pseudoskopie entschieden. HERING geht bei seiner „physiologischen" Erklärung von seiner oben besprochenen Hypothese aus; er stellt sich vor, daſs infolge der Krümmung der Netzhautfläche jeder schiefe Winkel unter 60° zu klein gesehen wird. HERING weist dies durch eine einfache Konstruktion nach, die unantastbar ist. Betrachtet man einen spitzen Winkel unter 60° auf einer Fläche, welche zur Gesichtslinie senkrecht steht, indem man eine beliebige Stelle auf der Halbierungsrichtung des Winkels fixiert, so wird die Entfernung zwischen zwei entsprechenden Stellen seiner Schenkel weit weniger durch die krumme Netzhaut verkürzt als die Schenkel selbst, der Winkel muſs demnach zu groſs gesehen werden. Umgekehrt verhält es sich bei Winkeln über 60°. Haben wir, wie in dem ZOELLNERschen Muster, einen Querstrich schräg über einen Längsstrich gezeichnet, so erleidet sowohl der Winkel der einen, als auch der der andren Hälfte mit dem Längsstrich die betreffende Gröſsenveränderung; daraus folgt zugleich die Notwendigkeit der noniusartigen Scheinverschiebung beider Hälften des Querstrichs gegeneinander; denn wenn beide Hälften unter einem andren Winkel, als wirklich der Fall ist, gegen den Längsstrich geneigt erscheinen, so kann die eine Hälfte nicht mehr als Fortsetzung der andren gesehen werden. In der ZOELLNERschen Figur sind alle Querstriche gegen die Längsstriche etwa in einem Winkel von 45° geneigt, dieser Winkel wird also nach HERING überall zu groſs (sein Gegenwinkel von 135° zu klein) gesehen, die Winkelschenkel folglich aus ihrer Lage gezerrt werden. Die Längsstriche sind nun als eine Reihe übereinander liegender kürzerer Winkelschenkel zu betrachten; die notwendige Folge der Neigungsänderung aller einzelnen Schenkel, welche sie zusammensetzen, ist demnach eine veränderte Neigung der Linien selbst, daher ihre scheinbare Konvergenz, beziehentlich Divergenz. Es fragt sich, ob dieser scharfsinnigen Erklärung auch die besprochenen Veränderungen der Erscheinung unter verschiedenen Bedingungen sich unterordnen lassen. Die Abnahme der Erscheinung, welche sich zeigt, wenn man die Ebene des Blattes bei vertikaler Richtung der Längsstriche gegen die Gesichtslinie neigt, erklärt HERING daraus, daſs bei dieser Neigung durch die perspektivische Verkürzung der Längsstriche die Kreuzungswinkel im Netzhautbild mehr und mehr einem rechten sich nähern, während bei wagerechter Richtung der Längsstriche die mit der Neigung des Blattes zunehmende perspektivische Verkürzung der Querstriche eine Verkleinerung der Kreuzungswinkel im Netzhautbild, daher eine Zunahme der Verzerrung herbeiführen muſs. AUBERT[2] hatte als Haupteinwand gegen die HERINGsche Erklärung die Beobachtung ZOELLNERS bezeichnet, daſs die Täuschung ihren Grad ändere, während das Netzhautbild unverändert bleibe, wenn man nämlich die Zeichnung um die Gesichtslinie als Achse drehe, wie oben erörtert ist. HERING hat nachträglich (vorläufige Privatmitteilung an FUNKE[3]) auch diesen scheinbaren Widerspruch gegen seine Theorie plausibel gelöst. Er geht von der unbestreitbaren Thatsache aus, daſs

[1] HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 565. — CLASSEN, *Physiol. d. Gesichtssinnes.* Braunschweig 1876. p. 195 u. fg.
[2] AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 272.
[3] O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. Bd. II. p. 417.

wir uns stets am besten über die Lage horizontaler und vertikaler Linien orientieren, weit schlechter über die Lage schräger Linien; während wir sehr kleine Abweichungen von der vertikalen oder horizontalen Lage einer Linie sehr richtig erfassen, irren wir uns in der Beurteilung des Winkels, welchen schräge Linien mit der Vertikalen oder Horizontalen bilden, leicht um 10° und mehr. Diese Bevorzugung der vertikalen und horizontalen Linien leitet HERING aus seiner im Text besprochenen allgemeinen Theorie des Raumsinns der Netzhaut als notwendige Folge ab. Es ist nach ihm das Verhältnis der drei Raumwerte, welche das von ihm jeder Netzhautstelle zugesprochene gemischte Raumgefühl zusammensetzen, auf dem vertikalen und horizontalen Meridan des Auges am einfachsten, weit komplizierter auf allen schrägen Meridianen. Auf allen Punkten des vertikalen Meridians sind die Tiefen- und Breitenwerte = 0, auf allen Punkten des horizontalen Meridians wenigstens die Höhenwerte = 0, während auf allen andern Meridianen alle drei Komponenten auf jedem Punkt einen andren Wert haben als an jedem andren Punkt des Meridians. Die Richtigkeit dieser Erklärung der fraglichen Thatsache steht und fällt mit der HERINGschen Theorie der Raumgefühle. Gleichviel, die Thatsache an sich erklärt die Veränderlichkeit der pseudoskopischen Erscheinung mit der Drehung des Musters aus der Gesichtslinie in folgender einfachen Weise. Bei allen Graden der Drehung der Figur bleibt die wesentliche Trugerscheinung, das Zugrofssehen der Winkel, gleich stark, aber die dadurch bedingte Verrückung der Winkelschenkel aus ihrer Lage verteilt sich ungleich über beide Winkelschenkel, trifft in geringerem Grade diejenigen, welche durch ihre vertikale oder horizontale Lage bevorzugt sind, in höherem Grade die durch ihre schräge Lage benachteiligten. Bei der ursprünglichen Lage der Figur stehen die Längsstriche vertikal, bei der Drehung um 90° horizontal, die Querstriche in beiden Fällen schräg; in beiden Fällen wird daher der gröfsere Teil der Verzerrung auf letztere kommen, die Längsstriche daher weniger gegeneinander verzerrt erscheinen. Bei Drehung der Figur um 45° dagegen liegen die Querstriche vertikal und horizontal, die Längsstriche schräg, der gröfsere Teil der Verschiebung wird daher auf die die letzteren zusammensetzenden Winkelschenkel kommen, mithin die scheinbare Neigung derselben gröfser ausfallen. Somit wäre allerdings das eine der von AUBERT erhobenen Bedenken beseitigt, zu heben bliebe indessen noch das gegen den Fundamentalsatz der HERINGschen Lehre selbst gerichtete, vor allem aber zu begründen, wie unser Ich jemals dazu kommen sollte, ihm übermittelte Empfindungen nach nur ideell vorhandenen Linien auszulegen.

VON DEN BINOKULAREN WAHRNEHMUNGEN.

§ 130.

Allgemeines. Die menschlichen Gesichtswahrnehmungen kommen unter normalen Verhältnissen fast alle durch die gleichzeitige kombinierte Thätigkeit beider Netzhäute zustande, verraten indessen die anatomische Trennung ihrer Ursprungsstätten so wenig, dafs es nur einer wissenschaftlich geschulten Aufmerksamkeit gelingt, die scheinbare Einheitlichkeit der empfangenen Eindrücke aufzulösen und ihre Doppelnatur zu erkennen. Ganz anders verhält sich die Sache bei Tieren mit seitlich angebrachten Augen, deren jedes seinen gesonderten Sehraum hat. Hier kann es zu einer Schneidung der Gesichtslinien in einem Punkte des vorgestellten Raums nur in wenigen Fällen kommen, und eine Deckung der Einzelsehfelder

demnach nur in sehr beschränktem Maſse stattfinden. Es müssen daher auch bei ihnen die monokularen Gesichtswahrnehmungen weit aus die binokularen überwiegen. Ob hieraus ein qualitativer Unterschied zwischen den Gesichtswahrnehmungen der Tiere und Menschen abzuleiten ist, läſst sich empirisch nicht bestimmen, hinsichtlich der letzteren steht jedoch fest, daſs den binokularen Gesichtswahrnehmungen derselben gewisse Vorzüge den monokularen gegenüber inwohnen. Einer dieser Vorzüge besteht darin, daſs das binokulare Gesichtsfeld gröſsere Helligkeit besitzen kann als das monokulare, ist aber nicht ganz allgemeiner Natur, da er nur für bestimmte objektive Helligkeitsgrade, allerdings zwar die am häufigsten zum genauen Sehen benutzten des mittleren Tageslichts, in Kraft tritt[1], bei andern indessen nicht nur nicht fehlt, sondern geradezu einem gegenteiligen Verhalten Platz macht.[2]

Die letztere Thatsache ist von FECHNER, welcher ihr den Namen des „paradoxen Versuchs“ beilegte, und später von AUBERT einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen worden. FECHNER faſst das Wesentliche aller seiner Ermittelungen in den Satz zusammen: „Wenn zum Licht in einem Auge Licht im andren hinzutritt, kann je nach den Intensitätsverhältnissen der Lichter die Helligkeit, welche das eine Licht erzeugt, durch den Zutritt des andren ebensogut abnehmen als wachsen.“ Der eben angedeutete paradoxe Versuch besagt, daſs vollständige Verdunkelung eines bis zu gewissem Grad verdunkelten Auges bei unverdunkeltem andren eine Erhellung des gemeinsamen Gesichtsfeldes bewirkt. Hebt man den Verschluſs des mit dem grauen Glas bewaffneten Auges wieder auf, so verdunkelt sich das gemeinsame Gesichtsfeld wieder, obwohl die Gesamtsumme des einwirkenden Lichts um diejenige Menge, welche das graue Glas in das Auge dringen läſst, gewachsen ist. Dieser Erfolg tritt regelmäſsig ein, sobald die Verdunkelung, welche das graue Glas in dem einen Auge bewirkt, eine gewisse untere Grenze nicht überschreitet. Hat man eine Serie von grauen Gläsern, welche alle Abstufungen vom dunkelsten bis zum hellsten durchlaufen, durch welche man also die Lichtmenge, welche zu dem einen Auge (wir wollen es mit *B* bezeichnen) tritt, in jedem beliebigen Grad vermindern kann, und wiederholt den Versuch, indem man von einem ziemlich dunkeln, den Erfolg sehr auffällig zeigenden Glas ausgeht, mit immer heller werdenden Gläsern, so nimmt die Erhellung des Gesichtsfeldes mit Verschluſs von *B* mehr und mehr ab, und endlich kommt man zu einem Punkt, dem „Indifferenzpunkt“, wo die Helligkeit des Gesichtsfeldes durch Verdecken des mit dem grauen Glas versehenen Auges gar nicht geändert wird. Geht man dann zu noch helleren Gläsern weiter, so tritt ein wachsender entgegengesetzter Erfolg ein, d. h. Verdeckung des Auges *B* bewirkt eine immer auffälliger werdende Verdunkelung des Gesichtsfeldes. FECHNER bezeichnet letzteren Erfolg als positiven, denjenigen, wo mit völliger Verdunkelung des unvollkommen verdunkelten Auges Erhellung des Gesichtsfeldes eintritt, als negativen. FECHNER hat bei einer groſsen Anzahl Personen den Indifferenzpunkt direkt zu bestimmen versucht und gefunden, daſs derselbe bei verschiedenen Personen, aber auch bei derselben Person für verschiedene Augen und zu verschiedenen Zeiten seine Lage in weiten Grenzen wechselt; im mittel lag er bei einem grauen Glas, welches 677 Tausendteile Licht durchläſst. Der negative Erfolg des paradoxen Versuchs wächst mit der zunehmenden Dunkelheit der grauen Gläser vom Indifferenzpunkt aus nicht

[1] AUBERT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. 1876. Bd. II. p. 500, u. *Physiol. d. Netzhaut.* 1865. p. 287.

[2] FECHNER, *Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss.* 1860. Bd. VII. p. 423.

in infinitum, sondern erreicht bei einer gewissen sehr beträchtlichen Verdunkelung von *B* ein Maximum, jenseits welches er wieder abnimmt. Es war dies vorauszusehen, da der vollständige Verschlufs eines beinahe schon ganz verdunkelten Auges ja keine erhebliche Änderung der Helligkeit mehr bewirken kann, und ist von FECHNER durch direkte Versuche bestätigt worden. Er bezeichnet denjenigen Grad der Verdunkelung von *B* durch graue Gläser, bei welchem gänzlicher Verschlufs die gröfste Abnahme der Helligkeit des Gesichtsfeldes bewirkt, als **Minimumpunkt**; auch seine Lage wechselt bei verschiedenen Personen und unter verschiedenen Bedingungen in weiten Grenzen. Aus der Existenz dieses Minimumpunktes folgt weiter, dafs zu jedem Grad der Verdunkelung des Auges *B*, welche zwischen dem Indifferenz- und dem Minimumpunkt liegt, eine andre gröfsere, jenseits des Minimumpunktes zu findende existieren mufs, welche mit der vollen Helligkeit des offenen Auges zusammenwirkend dem gemeinsamen Gesichtsfeld den gleichen Grad der Helligkeit erteilt. Solche durch den photometrisch bestimmten Dunkelheitsgrad der grauen Gläser gemessene Lichtintensitäten des Auges *B* nennt FECHNER **konjugierte** Intensitäten. Die beiden extremsten derselben sind die dem Indifferenzpunkt selbst entsprechende Intensität diesseits des Maximumpunktes und die dem Nullpunkt d. h. der vollständigen Verdunkelung von *B* entsprechende Intensität, da, wie bereits bemerkt, die Helligkeit des gemeinsamen Gesichtsfeldes ungeändert bleibt, wenn man das mit dem indifferenten Glas bewaffnete Auge vollständig verschliefst. Die Lage der zwischen diesen Extremen zu suchenden konjugierten Intensitäten haben FECHNER und später AUBERT nach einem andren Verfahren teilweise direkt bestimmt. FECHNER sagt, dafs die absoluten Helligkeitsverhältnisse, d. h. der Grad der Erleuchtung des offenen Auges, von welchem die Erleuchtung des verdunkelten Auges einen Bruchteil darstellt, nur, wenn er sehr gering ist, auf die Lage des Indifferenzpunktes, des Maximumpunktes und die konjugierten Intensitäten einen merklichen wenn auch unbedeutenden Einflufs ausübt. AUBERT dagegen gibt an, dafs bei zunehmender Erleuchtung das Maximum der Verdunkelung des gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes geringer wird, die konjugierten Intensitäten näher aneinanderrücken und das Maximum der Verdunkelung des Gesichtsfeldes bei einer Reihe nebeneinanderliegender Grade der Verdunkelung von *B* sich zeigt. Ferner ist nach FECHNER die Dauer und die Wiederholung des paradoxen Versuchs auf seinen Erfolg von Einflufs, was näher zu erörtern uns hier zu weit führen würde. Eine befriedigende Erklärung für diese eigentümliche Wechselbeziehung beider Augen fehlt. FECHNER bezeichnet das Verhältnis, aus welchem die fraglichen Erscheinungen resultieren, als ein **antagonistisches**; Zutritt gewisser Mengen Licht zu der einen Netzhaut beeinträchtigt die Empfindung des Lichts von der andren, und zwar, wie FECHNER vermutet, nicht blofs die psychische Thätigkeit der Empfindung, sondern auch den durch das Licht erweckten physiologischen Prozefs. HELMHOLTZ wiederum will die Erscheinungen der FECHNERschen Versuche als **Urteilstäuschungen** angesehen wissen, während HERING dieselben in die Kategorie der weiter unten zu besprechenden **Wettstreitsphänomene der Sehfelder** verweist und AUBERT endlich zu ihrer Erläuterung annimmt, dafs unsre **Fähigkeit, die von beiden Netzhäuten ausgelösten Lichtempfindungen zu kombinieren**, je nach der Differenz und den absoluten Gröfsen der in Betracht kommenden objektiven Helligkeiten variiert, **ein Maximum erreicht, wenn die Differenz der Helligkeiten ein gewisses experimentell zu ermittelndes Mafs nicht überschreitet, sich über dieses Mafs hinaus aber verringert und endlich ganz aufhört.** [1]

---

[1] FECHNER, *Abhandl. d. k. sächs Ges. d. Wiss.* 1860. Bd. VII. p. 423. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut.* p. 292. u. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. II. p. 499. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 791. — HERING, *Beitr. z. Physiol.* 1864. 5. Heft. p. 308 u. fg. — Vgl. auch SCHOEN u. MOSSO, *Arch. f. Ophthalm.* 1874. Bd. XX. Abth. 2. p. 269.

Viel wichtiger als der eben erwähnte, nur unter Umständen zur Geltung kommende und überhaupt wohl der einzig wesentliche Vorzug des binokularen Sehens ist die Förderung, welche durch dasselbe die Wahrnehmung der Tiefendimension, das stereoskopische Sehen, die körperliche Auffassung der Gesichtsobjekte erfährt. Der große Wert dieser von von WHEATSTONE zuerst nachgewiesenen Thatsache leuchtet an und für sich selbst ein und wird aus der speziellen Erläuterung der Verhältnisse des stereoskopischen Sehens sich noch klarer herausstellen.

§ 131.

Die Identität der Netzhäute. Durchmustern wir aufmerksam den gemeinsamen Sehraum beider Augen, während wir einen beliebigen nahen oder fernen Punkt unverwandt fixieren, so überzeugen wir uns, daß der fixierte Punkt ausnahmslos einfach gesehen wird, während von den übrigen gleichzeitig mit ihm wahrnehmbaren Objekten ein kleinerer oder größerer Teil ebenfalls nur einfach, andre dagegen in mehr oder weniger deutlich und weit getrennten Doppelbildern erscheinen. Betrachten wir nachts den gestirnten Himmel, so sehen wir nicht nur den fixierten Stern, sondern auch alle übrigen einfach. Wählen wir aus einer Anzahl in verschiedenen endlichen Entfernungen und Richtungen vor uns gelegener Objekte eines zum Fixationspunkt, so gelingt es bei gehöriger Aufmerksamkeit leicht, von der Mehrzahl der seitlich im Sehraum befindlichen Gegenstände die ihnen entsprechenden Doppelbilder wahrzunehmen; je mehr wir uns üben, die im gewöhnlichen Leben fast ausschließlich auf den Fixationspunkt konzentrierte Aufmerksamkeit von demselben auf seitliche Teile des Sehraums abzulenken und deren Inhalt scharf zu analysieren, desto zahlreicher und deutlicher kommen die Doppelbilder zur Erscheinung. Am leichtesten wahrnehmbar sind die Doppelbilder vor und hinter dem Fixationspunkt gelegener Objekte, um so besser, je mehr sie sich durch Helligkeit oder auffallende Farbe und Konturen vor den übrigen Sehdingen der Aufmerksamkeit aufdrängen. Halten wir in der senkrecht auf der Nasenwurzel stehenden Medianlinie einen Finger 20 cm von der Nase entfernt und einen zweiten beliebig weiter auf derselben Linie, so erscheint, wenn wir den vorderen fixieren, dieser einfach und der hintere in zwei symmetrisch rechts und links von ersterem liegenden undeutlichen Doppelbildern, umgekehrt der vordere doppelt, wenn wir den hinteren fixieren. Schließen wir bei unverrückter Stellung der Augen abwechselnd das eine und das andre, so bleibt die Wahrnehmung des fixierten einfach gesehenen Fingers ungeändert, von dem nicht fixierten dagegen schwindet das eine oder andre der beiden Doppelbilder, und zwar wenn wir den hinteren Finger fixiert haben, das linke Doppelbild des vorderen Fingers bei Verschluß des rechten

Auges, das rechte bei Schlufs des linken Auges, umgekehrt wenn wir den vorderen Finger fixiert haben, das linke Bild des hinteren bei Schlufs des linken, das rechte bei Schlufs des rechten Auges. Allgemein ausgedrückt: ein vor dem Fixationspunkt gelegenes Objekt erscheint in gekreuzten, ein hinter ihm gelegenes in gleichseitigen Doppelbildern. Dafs die zahlreichen Doppelbilder, welche fast immer im binokularen Sehraum vorhanden und meistens den einfach gesehenen Dingen an Zahl weit überlegen sind, sich so leicht der Beobachtung entziehen, ist unschwer begreiflich. Der Hauptgrund ist der bereits erwähnte, dafs in der Regel der unter allen Umständen einfach erscheinende auf den beiderseitigen Netzhautpolen abgebildete Fixationspunkt die nicht näher definierbare Seelenthätigkeit, welche wir Aufmerksamkeit nennen, so vollständig absorbiert, dafs die Eindrücke der seitlichen Netzhautpartien nur dunkel vor das Bewufstsein treten. Die Konzentration der Aufmerksamkeit auf die Eindrücke der Netzhautpole ist eine so fest angewöhnte und so wohl begründete, dafs, sobald ein seitlicher Gegenstand durch irgend welches auffallende Merkmal die Aufmerksamkeit zu seiner Beachtung zwingt, wir unwillkürlich mit der Aufmerksamkeit auch die Gesichtslinie auf ihn wenden, sein Bild also auf die Netzhautmitte bringen, und es nur durch besondere Anstrengung und Übung erreichen, ohne Verrückung der Gesichtslinien die Aufmerksamkeit im Sehraum beliebig umherwandern zu lassen und in voller Intensität auf beliebige exzentrische Objekte zu heften. Um so schwerer gelingt dies, je weniger markiert der Fixationspunkt, am schwierigsten, wenn nur ein ideeller, mit seiner Umgebung homogener Fixationspunkt vorhanden ist. Die einseitige Bevorzugung der Bilder der Netzhautmitten von der Aufmerksamkeit erklärt sich aus der gerade dort so hoch entwickelten Feinheit des Raumsinns, worüber früher bereits ausführlich berichtet worden ist. Ein weiterer Grund des häufigen Übersehens von Doppelbildern kann erst im folgenden seine nähere Begründung erhalten, er besteht darin, dafs das dem einen Auge angehörige Doppelbild durch einen andren Eindruck des andren Auges, welcher mit ihm an dem gleichen Ort gesehen wird, verdrängt wird. Endlich ist erklärlich, dafs die Seele, selbst wenn sie im unerzogenen Zustand die Doppelbilder als unmittelbaren Inhalt der sinnlichen Wahrnehmung ebenso wie die einfachen Erscheinungen beachtet hat, im erzogenen Zustand, nachdem sie tausendmal die Erfahrung gemacht hat, dafs der doppelten Erscheinung doch nur ein einfaches Objekt entspricht, die Duplizität zu ignorieren sich angewöhnt, und wenn ihr dies geläufig geworden ist, diese durch psychische Verschmelzung hergestellte Einheit für direkte Sinneswahrnehmung hält. Auf diese erlernte Verschmelzung (Volkmann) oder nicht erlernte Sonderung (Hering) der Doppelbilder und ihre Bedeutung für das stereoskopische Sehen kommen wir zurück.

Warum sehen wir einzelne Teile des Sehraums trotz ihrer doppelten Abbildung in zwei Augen einfach, warum andre doppelt? Auf welche Teile beider Netzhäute fällt der Eindruck eines Objektpunkts, welcher einfach gesehen wird? Was für eine Relation besteht zwischen je zwei in dieser Weise zusammengehörigen Punkten beider Netzhäute, welche ihre einheitliche Wahrnehmung vermittelt? Wie liegen bei den verschiedenen Stellungen der Augen diese zusammengehörigen Punkte in ihnen, und wie liegen in der Aufsenwelt die Objektpunkte, welche gleichzeitig mit dem Fixationspunkt einfach gesehen werden? Alle diese Fragen, deren schwierige Beantwortung die Aufgabe dieses Paragraphen bildet, sind seit langer Zeit Gegenstand von Kontroversen, deren entscheidende Lösungen noch fehlen. Zwei Theorien des Einfachsehens mit zwei Augen sind es, die sich noch heutzutage gegenüberstehen. Die eine derselben rührt von J. MUELLER[1] her und wird kurz als die Lehre von der Identität der Netzhäute bezeichnet. Ihr zufolge entspricht jedem einzelnen Empfindungskreise der einen Netzhaut ein solcher der andren, dessen Eindrücke zwangsweise durch irgend welche in der anatomischen Einrichtung des Sinnesorgans begründete Momente am gleichen Orte des Sehraums wie diejenigen des ersten Empfindungskreises gesehen werden. Zwei derart zusammengehörige Punkte beider Netzhäute, welche ihre Eindrücke identisch lokalisieren und deswegen einfach sehen, werden identische Netzhautpunkte[2] genannt; solche Punkte beider Augen, deren Eindrücke in verschiedenen Richtungen, an verschiedenen Orten erscheinen, welche daher doppelt sehen, heifsen differente[3] Netzhautpunkte. Äufsere Objektpunkte, welche sich gleichzeitig auf identischen Netzhautpunkten abbilden, werden einfach gesehen, solche, welche sich auf differenten Punkten abbilden, doppelt. Die gegenüberstehende Projektionstheorie leugnet jeden spezifischen Konnex je zweier Punkte beider Netzhäute, und betrachtet das Einfachsehen eines Doppeleindrucks als bedingt durch das Zusammentreffen der von je zwei Punkten beider Netzhäute gesondert nach aufsen projizierten Einzeleindrücke an einem Ort des vorgestellten äufseren Raums, und zwar dem Durchschnittspunkt der Richtungslinien, während sie Doppelbilder dadurch entstehen läfst, dafs die Eindrücke eines Objekts auf je zwei Punkte beider Netzhäute nicht im Kreuzungspunkt der betreffenden Richtungslinien, sondern in deren Verlauf vor oder nach der Kreuzung lokalisiert werden. Das Einfachsehen ist demnach im Sinne dieser Theorie Resultat einer psychischen Operation; die Vorstellung trägt von jeder Netzhaut für sich

[1] JOH. MUELLER, *Physiol. d. Gesichtssinnes.* Leipzig 1826. p. 71; *Lehrb. d. Physiol.* Bd. II. p. 376.

[2] Deckpunkte oder korrespondierende Punkte (HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* 1867. p. 698).

[3] Disparate Punkte (FECHNER). — Vgl. HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 698.

die nebeneinander bestehenden Eindrücke auf den Richtungslinien nach aufsen, und wenn sie auf diesem Wege von beiden Augen aus da Halt macht, wo sich zwei Richtungslinien beider Augen kreuzen, also die Eindrücke der betreffenden Netzhautpunkte in demselben Punkt lokalisiert, so müssen diese Eindrücke zu einem einfachen verschmelzen, weil wir uns an einem und demselben Ort nicht zwei gesonderte Objekte vorstellen können. Die Anhänger der Projektionstheorie glauben die Identitätstheorie widerlegen zu können, vor allem durch den angeblichen Nachweis, dafs wir unter Umständen mit sogenannten identischen Punkten auch doppelt sehen können; die Vertreter der Identitätslehre haben diesen Einwand in allen Formen, in welchen er aufgetaucht ist, widerlegt und dafür bewiesen, dafs die Projektionstheorie überhaupt auf irriger Voraussetzung ruht und mit zahlreichen Thatsachen in unlösbarem Widerspruch steht, folglich auch nicht die gesuchte Erklärung des Einfachsehens liefern kann. Auf der andren Seite kann auch die Identitätslehre keinen Anspruch auf die Bezeichnung als erschöpfende Theorie machen; denn ihr oberster Lehrsatz von der Existenz identischer Punkte im oben bezeichneten Sinne läfst sich zwar als richtige, alle Thatsachen umfassende Umschreibung eines empirisch gefundenen Gesetzes in betreff der Lokalisation der Eindrücke der Doppelnetzhaut darthun, allein er bedarf selbst einer Erklärung. Der Ursache des Einfachsehens mit identischen Punkten, der Art der Relation zwischen ihnen, deren notwendige Folge die identische Lokalisation ist, läfst sich vorläufig nicht einmal auf dem Weg der Hypothese nahe kommen.

Die thatsächliche Grundlage der Identitätslehre besteht erstens in dem nach verschiedenen Methoden geführten Nachweis, dafs jeder beliebige Punkt der einen Netzhaut mit je einem bestimmten Punkt der andren zu einem Punktpaare verknüpft ist, dessen gemeinsame Erregung genau denselben Eindruck hervorruft, als wenn nur jeder dieser zusammengehörigen Punkte für sich allein von dem gleichem Reize betroffen wäre, und ferner in der speziellen Bestimmung der Lage dieser identischen Punkte beider Netzhäute bei allen möglichen Stellungen der Augen, allen möglichen Richtungen der Gesichtslinien. Die ursprüngliche, einfachste, aber zu exakten Bestimmungen unbrauchbare Methode des Nachweises der Identität und der Lagenbestimmung der identischen Punkte ist die von Joh. Mueller angewendete; sie beruht auf der Benutzung der Lichterscheinungen, welche bei mechanischer Reizung der Netzhaut durch Druck auf die Aufsenwände des Augapfels entstehen. Drückt man mit der Fingerspitze (oder einer stumpfen Sonde) auf irgend eine nach unten, oben, aufsen oder innen von der Hornhaut gelegene Stelle der Sclera des einen Augapfels, so erscheint im Sehfeld die schon früher beschriebene kreisförmige Lichtfigur und zwar infolge der Umkehr

der Netzhauteindrücke auf der der Druckstelle entgegengesetzten Seite, also nach aufsen von der Mitte des Sehraums bei Druck auf eine innere Stelle des Augapfels, nach unten bei Druck auf einen oberen Teil, und umgekehrt. Drückt man nun gleichzeitig verschiedene Stellen beider Augäpfel, so erscheinen entweder zwei Lichtkreise in verschiedener Lage und Entfernung voneinander, oder nur ein einfacher, jenachdem der Druck differente oder identische Stellen beider Netzhäute trifft. Auf diese Weise findet man leicht, dafs im allgemeinen der obere Teil des einen Auges mit dem oberen des andern, der untere des einen mit dem unteren des andern, der innere des einen mit dem äufseren des andern, und umgekehrt, identisch ist. Wir sehen also zwei Lichtkreise, wenn wir auf jedem Auge gleichweit vom äufseren Hornhautrande entfernt je einen dem andren örtlich gleich beschaffenen Sklerapunkt drücken; die Lichtfigur ist dagegen einfach, wenn wir auf dem linken Auge den drückenden Finger um ebensoviel gerade nach aufsen wie auf dem rechten Auge nach innen vom Hornhautrande aufsetzen. Als identisch sind ferner bekannt die beiden von den Enden der Gesichtslinien getroffenen Netzhautmitten, da wir unter allen Umständen den fixierten Objektpunkt, d. h. denjenigen, auf welchen wir gleichzeitig beide Gesichtslinien richten, einfach sehen. Auf diese empirischen Thatsachen gründete JOH. MUELLER folgenden allgemeinen Ausspruch über die Lage der identischen Punkte. Denken wir uns die eine Netzhaut ohne jede Drehung um die Gesichtslinie von der Seite her gerade über die andre geschoben, so dafs beide sich vollständig decken, die beiden Netzhautmitten aufeinanderfallen, so sind alle diejenigen Punkte beider Netzhäute identisch, welche sich decken. Eine andre Form dieses Ausspruchs gewinnt man, wenn man sich beide Netzhäute durch korrespondierende Liniensysteme eingeteilt denkt. So kann man sich z. B. jede Netzhaut von einem System von Meridianen, welche sich im Zentrum des gelben Flecks als Pol kreuzen, und von Parallelkreisen nach Art der Erdoberfläche überzogen vorstellen; dann lautet der MUELLERsche Lehrsatz, dafs alle Punkte, welche unter gleichen Meridianen und gleichen Parallelkreisen liegen, identisch sind. Will man die Lage der Netzhautpunkte aber vollkommen genau bestimmen, so hat man sich nach HERING[1] jede Netzhaut durch einen wagerechten und einen lotrechten Schnitt, welche sich im Zentrum (Kernfleck) derselben kreuzen, geviertteilt und durch den so erhaltenen mittlen Längs- und mittlen Querschnitt der Retina Ebenen gelegt zu denken, die mittle Längs- und die mittle Querebene. Stellt man sich nun weiter die mittle Längsebene um eine durch den Netzhautmittelpunkt gehende lotrechte Achse gedreht vor, so folgt, dafs dieselbe die Netzhaut in immer andern Richtungen schneiden wird; die Schnitte heifsen Längsnebenschnitte; entsprechend

[1] E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* Leipzig 1861. Heft 1. p. 23.

erhält man die queren Nebenschnitte, wenn man die mittle Querebene um die Verbindungslinie beider Netzhautmittelpunkte dreht. Wie ersichtlich läſst sich jetzt sowohl der Bogen, welcher zwischen einem beliebigen Neben- und dem zugehörigen Mittelschnitt liegt, wenn man den letzteren als Nullpunkt wählt, in Graden bestimmen, als auch der Ort jeder Netzhautstelle genau angeben, wenn man schlieſslich noch zwischen rechten und linken, oberen und unteren Nebenschnitten unterscheidet.

Die MUELLERsche Methode ist aus verschiedenen Gründen unzulänglich für den exakten Nachweis der von ihm aus ihren Ergebnissen erschlossenen Identität aller Deckstellen der übereinandergelegten Netzhäute, ungeeignet zur Beantwortung der weiteren wichtigen Frage, welche Veränderungen die absolute Lage der identischen Punkte im Raum mit den Bewegungen der Augen, mit der Einstellung der Gesichtslinien auf verschieden ferne und in verschiedenen Richtungen liegende Fixationspunkte erleidet. Die mechanische Reizung erstreckt sich auf zu groſse, in ihrer Ausdehnung nicht scharf begrenzte Partien, um damit eine Bestimmung identischer Punkte durchzuführen, die Lichtfiguren sind zu unbestimmt in ihren Umrissen, zu verwaschen, um mit Sicherheit bei teilweiser Deckung ihrer Doppelbilder die teilweise Duplizität der Erscheinung zu erkennen; endlich ist die ganze Methode nur auf die peripherischen Netzhautpartien, gar nicht auf die für die Gesichtswahrnehmungen vorzugsweise in Betracht kommenden zentralen Partien anwendbar. Es haben daher MEISSNER, v. RECKLINGHAUSEN, HERING und VOLKMANN[1] zur vollständigen Lösung der bezeichneten Aufgaben neue exakte Methoden ersonnen, die wir hier nur in Kürze andeuten können. Die einen gehen dabei von der Annahme, daſs bei irgend einer Stellung der Augen durch Übereinanderlegen der Netzhäute alle identischen Punkte genau zur Deckung gebracht werden, als unzweifelhafter Thatsache aus und bestimmen nach verschiedenen Prinzipien die Lageveränderung, insbesondere die durch sogenannte Raddrehung des Auges um die optische Achse bedingte Änderung der Lage der identischen Punkte an gewissen Paaren oder beiderseitigen Reihen derselben bei verschiedenen Stellungen der Augen und des Kopfes. Andre haben zunächst bestimmte Reihen von identischen Punkten beider Augen in eine genaue Decklage gebracht, z. B. entweder die in einem vertikalen Durchschnitt der Netzhäute liegenden Reihen beiderseits genau vertikal, also einander parallel gestellt, oder die beiderseits horizontalen Reihen genau horizontal, also in dieselbe Horizontalebene gebracht und dann die relative Lage der übrigen Reihen genau zu ermitteln gesucht, wobei sich geringe, bei verschiedenen Personen in verschiedenem Grade vorhandene

[1] G. MEISSNER, *Beitr. z. Physiol. d. Sehorgans.* Leipzig 1854. — v. RECKLINGHAUSEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 141. — E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* Heft 1—3. Leipzig 1861—1863; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 27 u. p. 303. — VOLKMANN, *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* 2. Heft. Leipzig 1864.

Asymmetrien, Abweichungen von der zur strengen Deckung erforderlichen Anordnung herausgestellt haben. So einfach es scheint, an die Stelle der mechanischen Reizung Erregung durch objektives Licht zu setzen, d. h. aus dem Einfach- oder Doppelerscheinen eines äuſseren, in bestimmter Entfernung und Richtung vor den Augen befindlichen Objekts die Identität oder Nichtidentität der nach den Gesetzen der Dioptrik zu findenden Netzhautstellen, auf welche sein Bild in beiden Augen fällt, zu erschlieſsen, so mannigfach sind die Schwierigkeiten, welche sich der exakten Durchführung dieses Prinzips entgegenstellen. Eine der erheblichsten liegt in dem weiter unten zu erörternden Umstand, daſs wir innerhalb nicht zu enger Grenzen die Doppelbilder übersehen, mit wenig differenten Netzhautstellen einfach sehen, sei es, daſs wir nach VOLKMANNS Auffassung die ursprünglich doppelten Wahrnehmungen im Verlaufe der Erziehung des Gesichtssinns auf Grund der auf andern Wegen gewonnenen Erfahrung von der Einfachheit des den Doppelbildern entsprechenden Objekts zu einfachen Wahrnehmungen verschmelzen lernen, sei es, daſs wir nach PANUMS und HERINGS Auffassung noch nicht gelernt haben, die räumlich wenig differenten Doppelbilder voneinander zu scheiden. Es ist demnach nicht statthaft, das Einfachsehen eines Objektpunkts ohne weiteres als sicheren Beweis für die Identität der betreffenden Netzhautpunkte zu betrachten. Vor der Besprechung der Methoden zur Aufsuchung und Lagenbestimmung identischer Stellen müssen wir die Erläuterung einiger eingeführter Bezeichnungen vorausschicken. Die Bewegungen des Augapfels sind wegen seiner Einsenkung in das Binde- und Fettgewebe der Orbita ausschlieſslich Drehbewegungen. Lageveränderungen des Bulbus mit gleichzeitiger Verschiebung desselben, sei es nach vorn, nach hinten oder nach der Seite, kommen beim Menschen wenigstens nicht in merklichem Grade vor. Der feste Punkt, um welchen sich der Bulbus dreht, ist zuerst von DONDERS und DOYER[1] zuverlässig bestimmt worden und liegt nach ihren Untersuchungen in emmetropischen Augen durchschnittlich 13,557 mm hinter dem Scheitel der Cornea, etwa 10 mm von der hinteren Fläche des Scleraellipsoids, wenig hinterwärts von dem ideellen Zentrum des letzteren. Die Linie, welche den im Raume fixierten Punkt, den Fixations- oder Blickpunkt, mit dem Drehpunkt des Auges verbindet, wird Blicklinie genannt. Eine durch beide Blicklinien gelegte Ebene, welche beide Netzhäute in ihren horizontalen Meridianen schneidet und stets den Blickpunkt enthält, heiſst Visierebene (PANUM) oder Blickebene (HERING), die Verbindungslinie der beiden Kreuzungspunkte der Richtungsstrahlen heiſst die Grundlinie, eine in der Visierebene senkrecht auf der Mitte der Grundlinie gezogene Linie die Medianlinie, eine durch dieselbe

[1] DONDERS u. DOYER, *Arch. f. d. holländ. Beitr.* 1862. Bd. III. p. 560.

senkrecht zur Visierebene gelegte Ebene die Medianebene. Da es ferner Thatsache ist, dafs die Augen bei dem Übergang von bestimmten Stellungen in andre sogenannte Raddrehungen um die optische Achse erleiden, daher die bei bestimmten Stellungen in den horizontalen und vertikalen Meridionaldurchschnitten beider Augen liegenden Reihen identischer Punkte bei andern Stellungen aus diesen Meridianen mehr oder weniger herausgedreht sind, sie unter einem bestimmten Winkel in den Netzhautpolen durchschneiden, so hat MEISSNER zum Unterschied von dem horizontalen Meridian, d. h. der jeweiligen Durchschnittslinie der Visierebene mit der Netzhaut und dem vertikalen Meridian, d. h. der Linie, in welcher eine durch die Blicklinie senkrecht zur Visierebene gelegte Ebene die Netzhaut schneidet, die nur bei bestimmten Augenstellungen mit diesen Meridianen zusammenfallenden Reihen identischer Punkte, welche bei andern Stellungen gegen die Meridiane geneigt sind, mit dem Namen der horizontalen und vertikalen Trennungslinien[1] bezeichnet, weil sie die Netzhäute in je zwei identische, obere und untere, innere und äufsere Hälften scheiden.

Es handelt sich nun darum, das Lageverhältnis dieser wichtigen Linien bei verschiedenen Augenstellungen zu ermitteln, eine Aufgabe, deren Lösung seit MEISSNERS Vorgang eine ganze Reihe bedeutender Forscher beschäftigt hat. Als Ausgangspunkt der Untersuchung wurde von MEISSNER selbst eine Augenstellung gewählt und Primär- oder Normalstellung genannt, bei welcher beide Blicklinien parallel gerichtet und 45° unter den Horizont geneigt waren. Dagegen haben HELMHOLTZ und ebenso auch DONDERS und HERING eine andre Augenstellung bevorzugt, bei welcher unter aufrechter Kopfhaltung die Blicklinien zwar auch parallel gerichtet sind, die Blickebene aber genau horizontal liegt.[2] Diese letztere Augenstellung, welche künftighin von uns ausfchliefslich als Primärstellung bezeichnet werden soll, und von der wir alle übrigen noch möglichen Augenstellungen einfach als Sekundärstellungen unterscheiden werden, ist durch zwei charakteristische Eigentümlichkeiten physiologisch bedeutungsvoll. Die erste derselben besteht darin, dafs das Auge aus der beschriebenen Primärstellung in weiten Exkursionen gehoben und gesenkt, adduziert und abduziert werden kann, ohne dabei eine irgend erhebliche Raddrehung um die Blicklinie, nach E. HERINGS Ausdruck eine Rollung, zu erfahren. Die Bewegung des Auges findet somit um Achsen statt, welche zur Blicklinie senkrecht verlaufen, eine Thatsache, welche zuerst von LISTING[3] in Form eines Gesetzes ausgesprochen unter dem Namen

---

[1] Scheinbare horizontale u. vertikale Decklinien (HELMHOLTZ, *Physiol. Optik*, p. 709).

[2] G. MEISSNER, *Beitr. z. Physiol. d. Sehorgans.* Leipzig 1854. — DONDERS, *Holländ. Beitr. z. d. anat. u. physiol. Wissensch.* 1847. Bd. I. p. 104 u. p. 484, u. PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 373. — HELMHOLTZ, *Arch. f. Ophthalm.* Bd. IX. Abth. 2. p. 153, u. *Handb. d. physiol. Optik.* 1867. p. 463. — E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* 3. u. 4. Heft. Leipzig 1863, u. *Die Lehre vom binocularen Sehen.* 1. Lieferung. Leipzig 1868.

[3] LISTING, vgl. RUETE, *Lehrb. d. Ophthalm.* Göttingen 1846. p. 14.

des LISTINGschen Gesetzes allgemein bekannt ist, ihre experimentelle Bestätigung jedoch erst durch DONDERS und HELMHOLTZ erhalten hat. Die zweite von DONDERS aufgedeckte Eigenschaft der Primärstellung ist die, daſs die Lage des aus ihr bewegten Auges zur Blicklinie sich unabänderlich gleich bleibt, mag der letzteren die ihr schlieſslich zukommende Richtung nun möglichst direkt oder nach Zurücklegung weitester Umwege erteilt worden sein. Man pflegt den eben ausgesprochenen Lehrsatz kurz als DONDERSsches Gesetz dem LISTINGschen zur Seite zu stellen.

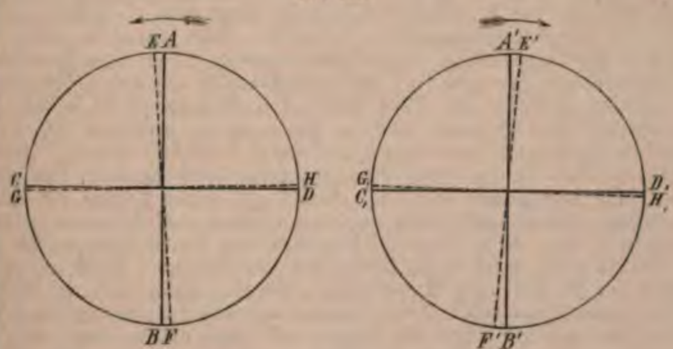
Bewiesen wird das LISTINGsche Gesetz nach einer Methode, deren Prinzip von RUETE ausgesprochen, von DONDERS zuerst in Gebrauch gezogen, endlich von HELMHOLTZ und HERING in vollendetster Weise zur Geltung gebracht worden ist. Von Wichtigkeit bei derselben ist zunächst die Sicherung der Kopflage. Kommt es nur auf eine ungefähre Kontrollierung des LISTINGschen Gesetzes an, so genügt es sich mit dem Rücken gegen eine vertikale Wand zu stellen und das Hinterhaupt an dieselbe anzudrücken. Wird aber eine genauere Prüfung beabsichtigt, so bedient man sich am besten einer der von E. HERING konstruierten Kopfhalter. Ist nun auf die eine oder andre Art für eine feste Haltung des Kopfes gesorgt worden, so gilt es die Hauptforderung zu erfüllen, d. h. die Blicklinie des zu untersuchenden Auges genau perpendikulär auf einen bestimmten, in einer entfernt gelegenen vertikalen Wand befindlichen und durch besondere Vorrichtungen gekennzeichneten Punkt einzustellen. Zu diesem Zwecke wird nach E. HERING[1] in letzterem eine geknöpfte Nadel genau wagerecht eingesenkt und dem Beobachter aufgegeben seinem Auge diejenige Lage zum Fixationspunkte zu erteilen, bei welcher die Nadel in totaler Verkürzung erscheint, ein Fall, welcher natürlich nur eintreten kann, wenn die Nadel in der Blicklinie liegt, diese selbst mithin genau wagerecht und perpendikulär zur Ebene des Fixationspunkts verläuft. Auſser der wagerechten Nadel ist endlich noch in dem zum Fixieren bestimmten Punkte ein gröſseres rechtwinkeliges Drahtkreuz um eine horizontale Achse drehbar befestigt und in dessen Zentrum, der Richtung des einen seiner Arme genau entsprechend, ein mit der Umgebung möglichst stark kontrastierender farbiger Pappstreifen angebracht. Läſst man den Blick des zu untersuchenden Auges auf letzterem längere Zeit unbewegt ruhen und dann längs dem Kreuzarm wandern, so findet man das durch die anhaltende Reizung erzeugte Nachbild des farbigen Streifens stets demjenigen Kreuzarm parallel, in dessen Richtung der Streifen ursprünglich gelegen war, und genau senkrecht zu dem zweiten den ersten perpendikulär durchschneidenden Arme, gleichviel welche Lage man dem Kreuze durch Drehung um die Blicklinie erteilt haben mag. Hiermit ist natürlich der gesuchte Beweis des LISTINGschen Gesetzes geliefert und zugleich dargethan, daſs überhaupt alle Achsen, um welche sich das Auge bei seiner Entfernung aus der Primärstellung dreht, senkrecht zur Blicklinie des in der Primärstellung befindlichen Auges, also in einer und derselben zu eben dieser Linie vertikalen Ebene, der primären Achsenebene E. HERINGS, der Hauptachsenebene von DONDERS, gelegen sind. Selbstverständlich dient das eben geschilderte Versuchsverfahren nicht nur zum Beweis des LISTINGschen, sondern auch zum Beweis des Gesetzes von DONDERS.

Nachdem ein physiologisches Einteilungsprinzip uns ermöglicht hat die Mannigfaltigkeit der Augenstellungen auf wenige leicht faſsbare Gruppen zurückzuführen, hindert nichts mehr über die wichtigsten Ergebnisse zu berichten, welche über das Lageverhältnis der

[1] Vgl. E. HERING, *Die Lehre vom binocularen Sehen.* Leipzig 1868. p. 74.

ntalen und vertikalen Trennungslinien bei verschiedenen Augen-
ngen zutage gefördert worden sind. Von der Primärstellung
Helmholtz und E. Hering[1] unabhängig voneinander und ziem-
gleichzeitig gefunden, dafs bei derselben die vertikalen Tren-
linien in (EF und $E'F'$ Fig. 156) nicht mit den vertikalen
ianen (AB und $A'B'$) zusammenfallen, sondern gegen die letz-
und folglich auch gegeneinander geneigt sind. Mit ihren
Enden divergierend würden ihre nach abwärts verlängert ge-
n konvergierenden unteren Enden sich unter einem spitzen
el schneiden, welcher nach Helmholtz bei Normalsichtigen
schnittlich $2^1/_2{}^0$ mifst, bei Kurzsichtigen dagegen eine geringere
besitzt.[2] Die Abweichung vom vertikalen Meridian entspricht
ich der Hälfte des Neigungswinkels der Trennungslinien, bei
alsichtigen also im mittel einem Winkel von 1,25°. Was die
ntalen Trennungslinien (GH und $G'H'$ Fig. 156) betrifft, so

Fig. 156.



ien dieselben bei Primärstellung der Augen nicht selten den
ntalen Meridianen (CD und $C'D'$) genau zu korrespondieren;
ter lassen sie aber auch eine Drehung um die Blicklinie in
em Sinne wie die vertikalen erkennen, kehren also ihre ein-
zugewandten inneren Enden nach aufwärts, die äufseren ein-
abgewandten nach abwärts. Immerhin erweist sich jedoch
bweichung der horizontalen Trennungslinien von den horizon-
Meridianen in der Mehrzahl der beobachteten Fälle erheblich
er, als diejenigen der vertikalen Trennungslinien von den ver-
n Meridianen, da sie nach den Messungen Volkmanns[3] nur
hen 0,26 und 0,72° variiert. Einzig und allein Hering gibt für
Augen an, dafs die vertikalen und horizontalen Trennungslinien

---

[1] Helmholtz, *Verhandl. d. Heidelberger med. naturhist. Ver.* 8. Mai. 1863. u. *Arch. f.*
a. 1863. Bd. IX. Abth. 2. p. 189. — E. Hering, *Beitr. z. Physiol.* Leipzig 1863. Heft 3, u.
m binocul. Sehen. 1868. p. 83 u. fg.
[2] Helmholtz, *Physiol. Optik.* p. 705.
[3] Volkmann, *Physiol. Unters. im Gebiete d. Optik.* Leipzig 1864. Heft 2. p. 206. — Vgl.
elmholtz, *Physiol. Optik.* p. 701.

derselben genau senkrecht zueinander verlaufen, woraus ersichtlicherweise folgt, dafs bei ihm die horizontalen Trennungslinien um ebenso viel von dem horizontalen Meridian abweichen müssen, als die vertikalen von dem vertikalen Meridian. Ganz das gleiche würde in HERINGS wie es scheint ungemein kongruent angelegten Netzhäuten auch von den übrigen schrägen Meridianen und Trennungslinien vorauszusetzen sein, während VOLKMANN für die von ihm geprüften Fälle findet, dafs die Winkelabweichung des schrägen Meridians von den schrägen Trennungslinien stetig abnimmt, wenn die Neigung der ersteren zur Vertikalen wächst, und ein Minimum erreicht, wenn diese Neigung einem Winkel von 90° entspricht.

Zur Feststellung der Lage, welche der Trennungslinie bei Primärstellung und bei Sekundärstellungen der Augen zukommt, sind verschiedene Methoden angegeben worden. G. MEISSNER, dem wir die erste bahnbrechende Arbeit auf diesem Gebiete verdanken, war auch der erste, welcher in richtiger Erwägung, dafs wir bis zu gewissen Grenzen auch solche Bilder, welche auf wenig differenten Stellen beider Netzhäute liegen, zu einfachen Wahrnehmungen verschmelzen können, die Verschmelzung zweier Eindrücke als Kriterium für die Identität der erregten Retinapartien verwarf. Statt dieser empfahl er den Parallelismus der Doppelbilder einer Linie, welche hinter dem Fixationspunkt in der Medianebene gezogen ist, als Kriterium für die Lage der vertikalen Trennungslinien zu benutzen. Eine durch den Fixationspunkt in der Medianebene gezogene Linie erscheint einfach, wenn sie so gerichtet ist, dafs ihre Bilder auf die vertikalen Trennungslinien beider Netzhäute fallen. Eine hinter dem Fixationspunkt in derselben Ebene gezogene Linie mufs in Doppelbildern erscheinen, da ihre Bilder in beiden Augen auf solche Reihen von Netzhautpunkten fallen, welche nach innen von den vertikalen Meridianen liegen, also nicht identisch sind. Diese Doppelbilder erscheinen konvergierend oder parallel je nach dem Winkel, welchen die Linien mit der Visierebene bilden; erscheinen sie parallel, so ist dies nach MEISSNER ein Beweis dafür, dafs die von ihnen getroffenen Punktreihen beider Netzhäute den vertikalen Trennungslinien parallel verlaufen. HERING[1] hat gegen die strenge Gültigkeit dieses Satzes, welcher das Fundament von MEISSNERS Methode bildet, Bedenken erhoben, indem er, abgesehen von dem Übelstand, dafs die Beurteilung des Parallelismus der Doppelbilder dem Augenmafse überlassen ist, darauf hinweist, dafs erstens die Doppelbilder niemals vollkommen parallel erscheinen können, sondern infolge der Krümmung ihrer Netzhautbilder als zwei schwache mit ihren Konkavitäten gegeneinander gekehrte Bögen erscheinen müssen und wirklich erscheinen, daher besonders dann, wenn die doppelbildererzeugende Linie nicht genau durch die Visierebene halbiert wird, Fehler entstehen müssen. Zweitens zeigt HERING, dafs die Lage der Anschauungsbilder nicht immer notwendig der Lage der betreffenden Netzhautbilder entspricht, dafs bei unveränderter Lage der letzteren erstere z. B. durch Veränderung der Neigung der Fläche, auf welche sie projiziert werden, ihre scheinbare Lage ändern, parallele Netzhautbilder konvergierende Anschauungsbilder liefern können, und umgekehrt. Da diese Fehler jedoch eliminierbar sind, so bleibt MEISSNERS geistreiches Versuchsprinzip jedenfalls brauchbar, wie HERING selbst zugesteht. Die genauesten Methoden die Lage der Trennungslinien zu ermitteln verdanken wir HERING und VOLKMANN. HERING[2] markiert auf einer vertikal aufgestellten weifsen Tafel zwei Punkte, deren horizontaler Abstand der Entfernung der beiden Augenknotenpunkte entspricht, und über deren jeden in der Ebene der Tafel ein senkrechter schwarzer

[1] E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* Leipzig 1863. Heft 3. p. 311.

[2] E. HERING. *Beitr. z. Physiol.* Heft 3. p. 173 u. 177, u. *Die Lehre vom binocularen Sehen.* Leipzig 1868. p. 89 u. fg.

Faden straff hinweggespannt ist. Werden beide Punkte sodann bei parallelen Blicklinien und horizontaler Blickebene fixiert, so empfängt man infolge der Identität der Netzhautpole, auf welche die Punktbilder fallen, keinen Doppeleindruck, sondern erblickt statt der zwei wirklich vorhandenen Punkte nur einen einzigen in der Medianebene gelegenen. Ebenso erscheinen an gleichem Orte auch die Fadenbilder zu einem einzigen verschmolzen, spalten sich aber, sobald man den Blicklinien einen schwachen Grad von Konvergenz erteilt, in zwei nach oben konvergierende Doppelbilder. Spannt man hingegen die Fäden ein wenig nach aufsen von den beiden Blickpunkten über die Tafel aus, so erhält man kein einfaches Fadenbild in der Medianebene, sondern sieht zu beiden Seiten des in derselben wiederum wahrgenommenen einfachen Punktes, ohne die Augenstellung jetzt irgendwie ändern zu müssen, zwei nach oben konvergierende Fäden. Auf beiden Wegen ist somit bewiesen, dafs die vertikalen Trennungslinien nicht mit den vertikalen Meridianen des in Primärstellung befindlichen Auges zusammenfallen, sondern mit ihrem oberen Ende nach aufsen geneigt sind. Parallelismus der Doppelbilder tritt demgemäfs nur ein, wenn man den durch die Fixationspunkte gezogenen Fäden eine bestimmte Divergenz nach aufwärts erteilt, wobei der Grad dieser Divergenz, d. i. der Winkel, welchen die nach abwärts verlängerten Fäden miteinander bilden, nichts Andres bedeutet als den Winkel V der vertikalen Trennungslinien. Um letzteren durch ersteren zu messen, bringt HERING am oberen und unteren Rand der Tafel, über welche die Fäden hinweggespannt sind, je zwei kleine Schieber an. Die oberen Schieber werden fest mit einem der Fäden verbunden, die unteren sind vertikal durchbohrt und gestatten dem in ihrer hohlen Achse befindlichen, am freien Ende durch ein Gewicht beschwerten Faden eine gleitende Bewegung nach auf- und abwärts. Endlich sind um die Blickpunkte (l r Fig. 158) Kreisbögen geschlagen und mit Gradteilung versehen, an welcher die Abweichung der Fäden von der Vertikalen leicht abgelesen werden kann. Beim Gebrauche dieser Vorrichtung mufs jederzeit darauf geachtet werden, dafs die Fäden stets genau und gerade durch die Blickpunkte hindurchziehen. Eine bequeme, dem Prinzip nach ebenfalls zuerst von HERING empfohlene, durch v. RECKLINGHAUSEN und

Fig. 157.

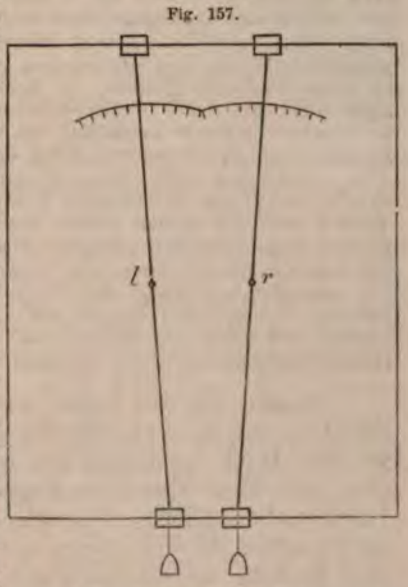
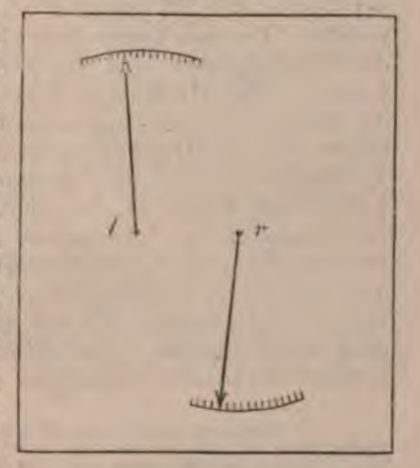


Fig. 158.



VOLKMANN[1] sehr vervollkommnete Form erhält die Untersuchung, wenn man in den Blickpunkten (*l r* Fig. 158) feine Drahtzeiger anbringt, welche radienartig der eine nach auf-, der andre nach abwärts, oder, wenn man die Lage der horizontalen Trennungslinien eruieren will, der linke nach links, der rechte nach rechts verlaufen. Fixiert man sodann die Blickpunkte in der früher angegebenen Weise, so verschmelzen dieselben auch hier in der Wahrnehmung zu einem einfachen Punkte, die beiden Radien aber setzen sich zu einem einzigen die ganze Tafel durchziehenden Durchmesser zusammen, welcher solange im Zentrum geknickt erscheint, als nicht den anfänglich vertikal eingestellten Radien diejenige Divergenzstellung erteilt worden ist, welche von dem Winkel *V* der vertikalen, oder den anfänglich horizontal gestellten diejenige, welche dem Winkel *H* der horizontalen Trennungslinien entspricht. Die Gröfse dieser Winkel wird wie in dem früher beschriebenen Versuchsverfahren durch die an passend angebrachten Gradbogen ablesbare Neigungsgröfse der Radien bestimmt. Ein kompliziertere, aber sehr zweckmäfsiger Apparat die Winkel *V* und *H* bei verschiedener Lage der Blickebene unter Benutzung des HERINGschen Prinzips binokularer Doppelbilder zu messen ist von DONDERS[2] konstruiert worden und unter dem Namen des Isoskops bekannt. Von einer ausführlichen Beschreibung dieses Apparats mufs hier abgesehen werden.

Lassen wir die Augen aus der Primärstellung in eine Sekundärstellung mit parallelen Blicklinien übergehen ,d. h., lassen wir den Blick nach aufwärts oder abwärts, nach links oder rechts ohne jede Konvergenz der Augenachsen wandern, so wäre nach dem LISTINGschen Gesetze keinerlei Lageänderung der Trennungslinien zu erwarten, da eine solche nur eintreten könnte, wenn die Augen eine Rollung um die Blicklinie ausführten, was durch jenes Gesetz für die jetzt in Betracht gezogenen Fälle eben ausgeschlossen ist. Nichtsdestoweniger lassen aber die sorgfältigen Beobachtungen verschiedener Forscher keinen Zweifel übrig, dafs der Divergenzwinkel der vertikalen Trennungslinien oder, wie ihn DONDERS kurz bezeichnet hat, „der Winkel *V*", bei Erhebung der Blickebene wächst, bei Senkung derselben abnimmt. Die Schwankungen der Winkelgröfsen sind für verschiedene Augen ungleich befunden worden. Bei HELMHOLTZ betrug die Differenz beim Übergang aus der tiefst möglichen symmetrischen Parallelstellung zur höchst möglichen 0,3°, bei HERING[3] nahezu 1,5°, bei LANDOLT[4] gegen 2,5°, bei E. BERTHOLD[5] 6°. Sehr genaue Angaben über die Veränderungen, welche der Winkel *V* bei Senkung der Blickebene erfährt, liegen von LANDOLT vor. In seinen Augen betrug der Winkel *V* in der Primärstellung 0,3°, bei Senkung der Blickebene um 25° verliefen die vertikalen Trennungslinien bereits genau parallel und zeigten bei weiterer Senkung bis auf 40° sogar eine sehr merkliche Divergenz nach abwärts. Den Winkel der Anfangsstellung positiv gerechnet, kam also demjenigen der Endstellung ein negativer Wert

[1] V. RECKLINGHAUSEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 143. — VOLKMANN *Physiol. Unters.* II. 1864. p. 236.
[2] DONDERS, PFLUEGERs *Arch.* 1876 Bd. XIII. p. 378
[3] HERING, *Die Lehre vom binocularen Sehen.* Leipzig 1868. p. 89.
[4] LANDOLT, *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH Bd II. p. 660.
[5] E. BERTHOLD, *Arch. f. Ophthalm.* 1865. Bd. XI. Abth. 5. p. 107.

(—1° 5′) zu. Abgesehen von den für uns besonders wichtigen Resultate, daſs die Gröſse des Winkels *V* eine Funktion der Augenstellung ist, ergibt sich aus dem vorstehenden in bezug auf das LISTINGsche Gesetz, daſs dasselbe zwar keinen Anspruch auf absolute Gültigkeit erheben darf, jedoch, wie die Geringfügigkeit der soeben mit Zahlenwerten belegten Abweichungen lehrt, dem wirklichen Sachverhalt sehr annähernd Rechnung trägt.

Die letzte Klasse von Sekundärstellungen, bei welcher das Lageverhältnis der Trennungslinien Gegenstand genauer Prüfung gewesen ist, bilden die Konvergenzstellungen mit in der Medianebene liegendem Fixationspunkte. Ebenso wie bei den Sekundärstellungen mit Parallelismus der Blicklinien sehen wir auch bei ihnen sowohl den Divergenzwinkel *V* der vertikalen als auch den Winkel, welcher zwischen den horizontalen Trennungslinien öfters schon bei Primärstellung der Augen existiert, den Winkel *H* nach DONDERS, mit Erhebung der Blickebene über den Horizont wachsen, mit Senkung unter denselben sich verkleinern, außerdem jedoch auch noch zunehmen mit dem Konvergenzwinkel der Augenachsen. Sehr bemerkenswerterweise existiert aber wohl für alle Augen irgend ein Neigungsgrad der Blickebene, bei welcher der Winkel *H* den Nullwert erreicht und auf demselben auch bei in weitem Umfange unternommenen Konvergenzveränderungen verharrt, bei welchem sich also beide Augen um parallele und zur Blickebene vertikale Achsen drehen. Für DONDERS war diese ausgezeichnete Augenlage erreicht, wenn die Blicklinie um 40° unter den Horizont geneigt war, bei v. RECKLINGHAUSEN, wenn die Senkung 35° betrug. In der Mehrzahl der Fälle pflegt jedoch die betreffende Abweichung von der Horizontalen nach DONDERS nur zwischen 20—30° zu schwanken, kann indessen mitunter verschwindend klein werden oder gänzlich fehlen. Ein Fall der letzteren Art scheint in DASTICHS Augen vorgelegen zu haben, bei welchen HELMHOLTZ die Lage der Trennungslinien absolut unabhängig von dem Einflusse der Konvergenz fand. Es kann nicht zweifelhaft sein, daſs die Existenz einer Augenstellung, wie die eben charakterisierte, in innigem Zusammenhange stehen muſs mit der den meisten Menschen gemeinsamen Neigung nahe Objekte unter Senkung der Blickebene zu betrachten, eine Neigung, zu deren Befriedigung wir unbewuſst die möglichst günstigen Bedingungen herstellen, um bei seitlicher Verschiebung der Augen das von den brechenden Medien entworfene Bild stets über genau entsprechende Partien der Doppelnetzhaut hinweggleiten zu lassen.

Aus dem gesagten ist ohne weiteres klar, daſs die Lage der Retinameridiane zur Blicklinie den mannigfachsten Veränderungen unterworfen ist, und daſs der Grund dieses schwankenden Verhaltens in den von der äuſseren Augenmuskulatur ausgehenden Bewegungsantrieben gesucht werden muſs. Da dieselbe nun ihre Innervation von den groſsen nervösen Zentren empfängt, letz-

tere wiederum aber durchaus nicht in immer gleichbleibender Energie reagieren, so kann es kaum wundernehmen, wenn wir erfahren, daſs erstens die an dem Divergenzwinkel V der vertikalen Trennungslinien leicht kontrollierbare Orientierung der Netzhaut zur Blicklinie bei einem und demselben Individuum unter den verschiedenartigsten äuſseren und inneren Einflüssen variiert und z. B. verschieden befunden wird an verschiedenen Tagen, ja selbst zu verschiedenen Tagesstunden, und daſs sie zweitens auch Modifikationen erleidet bei den Änderungen der Akkommodation, von welchen früher gezeigt worden ist, daſs sie sehr gewöhnlich mit Innervationsänderungen gewisser äuſserer Augenmuskeln verknüpft sind.

Die Möglichkeit sich über Art und Grad der Lageveränderungen, welche die Netzhaut bei verschiedenen Augenstellungen erfährt, genau unterrichten zu können, einmal dargethan, ist zugleich ein sicherer Weg gebahnt eine fehlerfreie Lagebestimmung der identischen Netzhautpunkte vornehmen zu können. Im Besitze exakter Mittel bestimmte Reihen identischer Punkte, die Trennungslinien, als unveränderliche Merkzeichen unter den verschiedensten äuſseren Umständen immer wieder aufzufinden, darf es einerseits sogar als eine relativ leichte Aufgabe bezeichnet werden, die Lage der übrigen mit aller nur wünschenswerten Schärfe zu ermitteln, ergibt sich anderseits aber auch die Notwendigkeit, der MUELLERschen Identitätslehre eine präzisere Fassung zu erteilen und den thatsächlichen Inhalt derselben mit HELMHOLTZ dahin auszusprechen, daſs Deckpunkte (identische Punkte) beider Sehfelder alle diejenigen Punkte sind, welche gleiche und gleichgerichtete Abstände von den scheinbar horizontalen und vertikalen Decklinien (horizontalen und vertikalen Trennungslinien) haben. Denn offenbar wird eine räumliche Gliederung der Retina, welche mit den natürlichen physiologischen Verhältnissen möglichst genau in Einklang stehen soll, vor allem den natürlichen Demarkationslinien Rechnung tragen müssen, welche wir als Trennungs- oder Decklinien kennen gelernt haben, obschon dieselben, wie die Differenz der Winkel V und H lehrt, einander nicht gerade lotrecht schneiden und infolge davon Retinasektoren von ungleicher Gröſse abgrenzen. Zum experimentellen Beweis des soeben nach HELMHOLTZ formulierten Fundamentalsatzes bedient man sich am besten der sinnreichen Methode, welche von HERING[1] erdacht und von ihm als die Methode der gegenseitigen Substitution identischer Stellen bezeichnet worden ist. Dieselbe beruht auf dem Gedanken, daſs, wenn gewisse symmetrisch zu den Trennungslinien beider Netzhäute gelegene Partien identische Eindrücke vermitteln, es für die räumliche Wahrnehmung gleichgültig sein muſs, ob sich ein bestimmtes Objekt ganz in dem einen Auge abbildet oder nur zur einen Hälfte, während die andre Hälfte in dem zweiten Auge diejenige Region in Erregung versetzt, welche der im ersten unerregt gebliebenen korrespondiert. Erteilt man demgemäſs seiner Blickebene eine solche

[1] E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* Leipzig 1863. Heft 3. p. 177.

Neigung zur Antlitzfläche, daſs die vertikalen Trennungslinien genau lotrecht zu den einander parallel gehaltenen Blicklinien verlaufen, für diesen Fall also gleichzeitig die Bedeutung vertikaler Meridiane erlangen, und beschreibt um die zu markierenden Durchschnittspunkte der Blicklinien mit einer vertikal aufgestellten Tafel zwei kongruente Halbkreise von beliebigem Radius, so werden dieselben in Übereinstimmung mit dem obigen Lehrsatze der Wahrnehmung gerade so erscheinen, als ob einem der Augen für sich ein vollständiger Kreis von gleichem Radius zur Ansicht dargeboten worden wäre, vorausgesetzt, daſs die Durchmesser der Halbkreise einander parallel und die Konkavitäten der letzteren einander zugekehrt sind. Von demselben Gesichtspunkte aus müssen wir mit beiden Augen einen ganzen Durchmesser zu sehen glauben und sehen einen solchen auch wirklich, wenn wir durch die Blickpunkte zwei parallele, aber in entgegengesetzten Richtungen zur Kreisperipherie verlaufende Radien gelegt haben, jedem Auge also nur das Bild eines halben Durchmessers entgegenhalten.

Eine zweite ebenfalls treffliche, aber schwieriger als die vorige zur Ausführung zu bringende Methode HERINGS ist die Methode der scheinbaren Übertragung eines Nachbildes aus einem Auge in das andre. Erzeugt man sich in einem Auge ein lebhaftes Nachbild, schlieſst dann dieses Auge und blickt mit dem andren auf eine dunkle Fläche, so erscheint auf derselben das Nachbild des geschlossenen Auges, und zwar genau an der Stelle, deren Netzhautbild mit dem Nachbild im andren Auge identisch liegt. Hat man z. B. das Nachbild einer Kreislinie von bestimmten Radius unter genauer Fixation ihres Mittelpunkts im linken Auge erzeugt und blickt dann mit dem rechten Auge auf eine Marke der dunklen Fläche, welche ebensoweit von ihm absteht als vorher der Kreismittelpunkt vom linken Auge, so erscheint um dieselbe das Nachbild des Kreises genau in derselben Gröſse, wie der Kreis selbst dem linken Auge. HERING macht endlich darauf aufmerksam, daſs zur ungefähren Demonstration der Lage der Deckstellen die binokulare Betrachtung des gestirnten Himmels am besten geeignet sei. Wohin wir auch den binokularen Blick, die parallelgestellten Gesichtslinien, am Himmel richten, niemals erscheint irgend ein Stern, oder der Mond, wie er auch zum Fixationspunkt liege, doppelt, weil eben bei parallelen Gesichtslinien und unter der Voraussetzung, daſs bei keiner Richtung derselben Raddrehungen der Augen eintreten, die Richtungsstrahlen aller unendlich fernen Leuchtpunkte mit den Gesichtslinien beiderseits Winkel von gleicher Gröſse und Lage bilden, also zu Deckstellen führen. Dieser Beweis ist jedoch nicht streng, erstens weil in der That kleine Raddrehungen bei stärkerer Aufwärts- und Seitendrehung der Gesichtslinien eintreten, zweitens weil auch solche Objekte einfach erscheinen, welche auf wenig differente Netzhautstellen fallen.

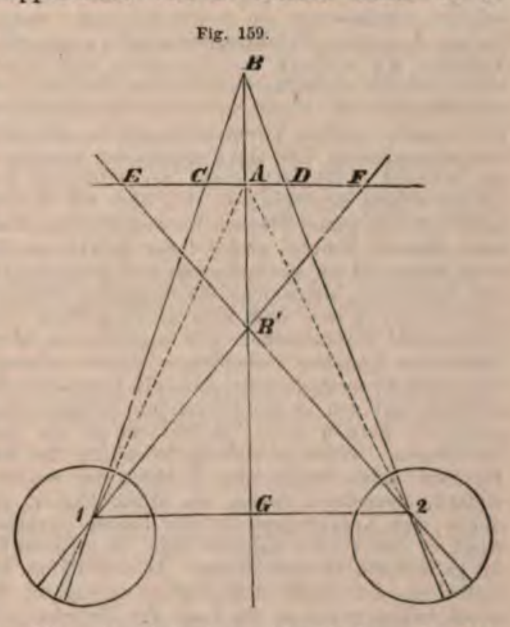
Wir gelangen nun zur Erörterung der schwierigen Frage: Wie kommt das Einfachsehen mit identischen Netzhautpunkten zustande? Welcher Art ist der physiologische Konnex, welcher sie zu solchen macht? Wir haben bereits den Besitz einer sicheren Antwort auf diese Fragen in Abrede gestellt, sind aber deshalb selbstverständlich in keiner Weise genötigt die Identitätslehre auch nur für erschüttert zu erachten. Dagegen läſst sich die Unzulänglichkeit der ihr gegenüberstehenden Projektionstheorie

und die Unhaltbarkeit der von den Vertretern der letzteren gegen die Identitätstheorie vorgebrachten Einwände auf das schlagendste erweisen. Daſs der oberste Grundsatz der Projektionstheorie, wonach unsre Lichtempfindungen durch die Vorstellung von den erregten Netzhautteilchen aus nur den Richtungslinien entlang in die Auſsenwelt projiziert werden sollen, a priori unhaltbar und durch ihren Widerspruch mit zahlreichen Thatsachen widerlegt ist, wurde schon zur Genüge dargethan. Obwohl damit bereits die Möglichkeit, aus ihr das Einfachsehen und Doppeltsehen zu erklären, beseitigt ist, so müssen wir doch den Versuch einer solchen Erklärung aus der Projektionstheorie speziell zurückweisen; das Verdienst, letztere wohl für immer beseitigt zu haben, gebührt besonders HERING und VOLKMANN.

Die Projektionstheorie stellt den Satz auf, daſs jeder erregte Netzhautpunkt die von ihm erzeugte Empfindung geradlinig in der Richtung der zu ihm gehörigen optischen Richtungslinie nach auſsen setze, daſs demnach das Einfachsehen dadurch entstehe, daſs die von einem Punkt des einen und einem Punkt des andren Auges gesondert nach auſsen getragenen Empfindungen in dem Durchschnittspunkte der beiden Richtungslinien zusammentreffen und daselbst verschmolzen werden. Dieser Satz wird, wie HERING und VOLKMANN gezeigt haben, durch seine eignen unabweislichen Konsequenzen widerlegt. Denn wäre er richtig, so könnten erstens überhaupt keine Doppelbilder entstehen, zweitens müſsten wir stets alle Objekte an ihrem wahren Ort sehen. Gesetzt, wir fixieren von den in der Medianlinie *B G* gelegenen Punkten *B A B'* den mittleren *A*, so erscheint derselbe einfach, *B* und *B*, aber in Doppelbildern, und zwar *B'* in gekreuzten, *B* in ungekreuzten Doppelbildern, ferner die Doppelbilder von *B'* in geringerer, die von *B* in gröſserer Entfernung von den Augen als *A*, und zwar in den Entfernungen, in welchen *B* und *B'*, wenn wir sie fixieren, einfach erscheinen. Wenn wir nun der Projektionstheorie zufolge *A* deswegen einfach sehen, weil die auf den Gesichtslinien *A 1* und *A 2* von beiden Augen nach auſsen getragenen Empfindungen in *A* zusammenstoſsen, warum sehen wir nicht auch *B'* einfach in B', *B* in *B*, wo ebenfalls die zugehörigen Richtungslinien sich durchschneiden? Warum schieſsen die von *B'* aus erweckten Empfindungen über den Durchschnittspunkt auf ihren Richtungsstrahlen hinaus? Warum stehen die von *B* erweckten auf ihren Richtungslinien vor deren Kreuzung still? Warum sind es gerade die von identischen Punkten projizierten Empfindungen, welche ausnahmsweise in den Durchschnittspunkten ihrer Richtungslinien Halt machen? Es ist ferner klar, daſs wir die Doppelbilder von *B'* unmöglich in der Entfernung *G B'*, die von *B* in der Entfernung *G B* sehen könnten, wie in der That der Fall ist, wenn sie auf ihren Richtungslinien lägen, weil sie dann eben in *B'* und *B* zusammenschmelzen müſsten. Alle, welche bisher für das Sehen in den

Richtungslinien eingetreten sind, mufsten deswegen auch falsche Entfernungen für die Doppelbilder statuieren; die meisten nahmen willkürlich an, dafs dieselben in gleicher Entfernung mit dem Fixationspunkt erschienen, mit andern Worten, dafs alle Empfindungen auf ihren Richtungslinien gleichweit hinausgetragen würden bis zum Durchschnittspunkt derselben mit einer durch den Fixationspunkt gelegten Fläche, welche bald als Ebene, bald als Cylinderfläche ausgegeben wurde. Die Doppelbilder von B' sollten daher in C und F, die von B in C und D fixiert werden Das ist thatsächlich nicht der Fall, und es ist unmöglich ein Moment auszudenken, welches die Seele bestimmen könnte, mit ihren projizierten Empfindungen gerade auf dieser ideellen Fläche Halt zu machen. Diese fehlerhafte Annahme ist allerdings bisher auch von den Vertretern der Identitätslehre gemacht worden, indem dieselben mit den Anhängern der Projektionstheorie den allgemeinen Irrtum teilten, dafs die Sehrichtungen mit den Richtungslinien koinzidierten, die Bilder differenter Punkte daher ebenso notwendig wie diejenigen identischer Punkte irgendwo auf den Richtungslinien erscheinen müfsten. Hering hat die unlösbaren Widersprüche trefflich entwickelt, in welche man gerät, wenn man den scheinbaren Ort eines Objekts ebensowohl aus der Lage der Richtungslinien als aus der relativen Lage seiner Bilder auf beiden Netzhäuten ableiten will. Welche binokularen Sehrichtungen Hering an die Stelle der Richtungslinien gesetzt hat, ist schon beiläufig erwähnt worden und kommt alsbald weiter zur Sprache.

Fig. 159.



Unter den Vorkämpfern für die Projektionstheorie ist Nagel[1] der einzige gewesen, welcher das Bedürfnis gefühlt hat, eine mit ihren Fundamentalsätzen vereinbare Erklärung der Doppelbilder zu versuchen. Zu diesem Zweck stellt er die Hypothese auf, dafs jedes Auge für sich seine Empfindungen in den Richtungslinien in eine durch den Fixationspunkt um den Knotenpunkt der Richtungsstrahlen als Zentrum gelegte Kugelfläche projiziere, daher die Projektionsflächen beider Augen sich nur in einer durch den Fixationspunkt

[1] Nagel, *Das Sehen mit zwei Augen*. Leipzig u. Heidelberg 1861.

gehenden Linie schneiden. Zu einfacher Wahrnehmung können daher nach NAGEL nur solche Empfindungen verschmelzen, welche auf ihren Richtungslinien in dieser beiden Projektionsflächen gemeinsamen Durchschnittslinie zusammentreffen, wie die Empfindungen beider Netzhautpole; Objekte, welche jenseits der Projektionssphären liegen, erscheinen in ungekreuzten, Objekte, welche diesseits liegen, in gekreuzten Doppelbildern; jedes Doppelbild liegt da, wo die Richtungslinie des Netzhautpunktes, welcher dasselbe erzeugt, die dem betreffenden Auge zugehörige Kugelfläche schneidet. Diese Erklärung ist durchaus unhaltbar. Erstens ist die Annahme einer kugelförmigen Projektionsfläche völlig aus der Luft gegriffen. Wenn wir wirklich die Eindrücke in einer solchen lokalisierten, so müfste sie auch, wenn alle bei der räumlichen Auslegung benutzten Erfahrungsmomente ausgeschlossen werden, zur Anschauung kommen, wir müfsten, wie VOLKMANN sagt, einen geraden Stab als Bogen, eine ebene Scheibe als Backschüssel sehen. Zweitens erklärt NAGELS Theorie nicht, was sie erklären soll; NAGEL selbst hat Widersprüche gefunden und dieselben durch gezwungene weitere Voraussetzungen zu entkräften gesucht. Vor allem ist ihr entgegenzuhalten, dafs die Doppelbilder niemals erscheinen, wo NAGELS Theorie sie hinsetzt. WUNDT[1], einer der eifrigsten Vertreter der Projektionstheorie, ist bei seinen Bemühungen, sich über die Widersprüche der unleugbaren Doppelbilder mit jener Theorie hinwegzuhelfen, noch viel weniger glücklich gewesen. Einmal benutzt er bei ihrer Erörterung Sätze der Identitätslehre; zweitens behauptet er, Einfachsehen und Doppeltsehen hänge von Gestalt und Lage der Fläche ab, auf welche die doppelten Netzhautbilder projiziert würden, und zwar in der Weise, dafs man durch gewisse Änderungen der Projektionsfläche ebensowohl Doppeltsehen mit sogenannten identischen, als Einfachsehen mit differenten Punkten herbeiführen könne. Dabei vergifst WUNDT, wie HERING ihm treffend entgegenhält, dafs die Projektionsfläche selbst erst vom Auge geschaffen, mit den zu projizierenden Netzhauteindrücken selbst erst nach aufsen projiziert werden mufs. Aufserdem ist der ganze Satz thatsächlich leicht zu widerlegen. Wäre er richtig, so müfste das Nachbild, welches wir uns durch Fixation eines leuchtenden Punktes auf beiden Netzhautpolen erzeugt haben, einfach erscheinen, wenn ein Blatt Papier, auf welches wir es projizieren, durch den Kreuzungspunkt der beiden Gesichtslinien gelegt würde, doppelt, wenn es davor oder dahinter läge, im ersteren Fall in ungekreuzten, im zweiten in gekreuzten Doppelbildern. In der That will WUNDT die Spaltung eines einfachen (auf identischen Stellen erzeugten) Nachbildes in zwei zuweilen gesehen haben, wenn er die Lage der Projektionsfläche rasch in der eben angedeuteten Weise veränderte. Diese Angabe beruht entschieden auf einem Irrtum. Ein auf identischen Stellen entstandenes Nachbild wird unter keiner Bedingung doppelt, wie wir auch die Gesichtslinien stellen mögen, wie auch die Projektionsfläche gelegen sein möge. VOLKMANN hat gezeigt, dafs ein in den Netzhautpolen hervorgerufenes Nachbild sogar dann nicht doppelt wird, wenn wir die Gesichtslinien divergent stellen. Sehr überzeugend wird WUNDTS Ansicht durch folgenden einfachen, von HERING mitgeteilten Versuch widerlegt. Man verschaffe sich durch binokulare Fixation einer farbigen Oblate ein Nachbild, fixiere darauf eine nahe vors Gesicht gehaltene Nadelspitze und halte hinter dieselbe ein Blatt Papier in wechselnder Entfernung. Unter diesen Umständen erscheint das Nachbild stets einfach auf der Projektionsfläche des Papiers, und zwar in der Medianlinie, wenn die Nadelspitze in derselben liegt, aber um so gröfser, je weiter das Blatt vom Gesicht entfernt ist. Nach WUNDT sollten dagegen gekreuzte Doppelbilder erscheinen, welche mit der Entfernung des Papiers weiter und weiter auseinander weichen müfsten.

Dafs die zweite Konsequenz der Projektionstheorie, nach welcher wir stets alle Dinge an ihrem wahren Ort sehen müfsten, faktisch nicht realisiert ist, wurde teilweise schon besprochen. Auch

[1] WUNDT, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1861. Bd. XII. p. 145.

ierfür hat zuerst HERING entscheidendes Material sorgfältig zusammenetragen und gezeigt, dafs wir verhältnismäfsig aufserordentlich venige Dinge am richtigen Ort sehen. Die beweiskräftigste Thatsache ist die schon angeführte. Zwei Punkte, welche in einer dem Abstande beider Augen gleichen Entfernung voneinander auf einer ahen Fläche verzeichnet sind, verschmelzen, wenn die parallelen Gesichtslinien auf sie eingestellt sind, zu einem einfachen Punkt, welcher uf der Papierfläche scheinbar in der Mitte zwischen beiden wirklichen Punkten liegt, also weder an den Orten der Objektpunkte, noch in dem nendlich fernen Durchschnittspunkt der parallelen Gesichtslinien. HERING macht ferner darauf aufmerksam, dafs, wenn jeder Objektpunkt m Durchschnittspunkt seiner Richtungslinien erschiene, es unmöglich wäre, jemals ein Ding in perspektivischer Verkürzung zu sehen.

Hiermit ist die Projektionstheorie vollständig aus dem Felde gechlagen. Ihre Anhänger haben sich aber nicht allein vergeblich bemüht, sie aufrecht zu erhalten, sondern auch ebenso vergeblich, die Unhaltbarkeit der Identitätslehre darzuthun, indem sie nachzuweisen esucht haben, dafs man einerseits mit differenten Punkten einfach, nderseits mit identischen Punkten unter Umständen doppelt sehen könne. Ersteres ist richtig, aber nichts weniger als unvereinbar mit er Identitätslehre; letzteres würde dieselbe unfehlbar widerlegen, trifft ber in Wirklichkeit nicht zu; alle dafür angeführten Thatsachen eruhen auf Täuschungen oder falschen Auslegungen richtiger Beobchtungen, wie wiederum HERING unwiderleglich dargethan hat. Der Hauptversuch, aus welchem das Doppeltsehen mit identischen Stellen ervorgehen soll, ist in seiner ursprünglich von WHEATSTONE[1] geebenen Form folgender. Bietet man im Stereoskop dem rechten Auge ine starke Vertikallinie (*a* Fig. 160) und dem linken eine von der enkrechten Richtung etwas abweichende schräge starke Linie (*b*), o verschmelzen beide zu einer einfachen Linie, deren Enden sich cheinbar in verschiedenem Abstand vom Auge befinden, welche also us der Ebene des Papiers, auf welchem beide Linien verzeichnet ind, herauszutreten scheint. Zieht man sodann durch die Mitte der ür das linke Auge bestimmten schrägen Linie *b* eine feine Vertikalinie *c*, so erscheint unter dem Stereoskop wiederum die aus *a* und verschmolzene geneigte perspektivische Linie, die schwache Linie aber nach WHEATSTONE an einem von jener Schrägen verschiedenen Ort. Man erblickt bei vertikaler Stellung des Papiers ein aus der Ebene des letzteren heraustretendes Kreuz, welches in einer die Blickrichtung des rechten Auges schneidenden Vertikalebene zu liegen cheint, also genau in der Lage, welche ein wirkliches Kreuz haben müfste, wenn es zwei auf die beiden Augen verteilten Netzhautbilder von dem Aussehen der beiden Zeichnungen entwerfen sollte. Da nun WHEATSTONE von der Voraussetzung ausging, dafs bei An-

[1] WHEATSTONE, *Philosoph. Transactions.* 1838. Bd. II. p. 371, u. POGGENDORFFs *Annalen.* Ergänzungsband 1842. p. 30.

stellung des Versuchs die vertikalen Trennungslinien beider Netzhäute vertikal stehen, also *a* und *c* sich auf ihnen abbilden, ferner aber behauptet, der perspektivisch erscheinende Sammelstrich entstehe ausnahmslos durch Verschmelzung von *a* und *b*, so mufste er allerdings, weil *c* an einem andren Ort als *a* trotz seiner Abbildung auf identischen Stellen erscheint, zu dem Schlusse gelangen, dafs mit identischen Stellen doppelt gesehen werden könne. Trotzdem irrte er. Denn nimmt man darauf Bedacht, dafs die vertikalen Meridiane wirklich zugleich die vertikalen Trennungslinien werden, was man nach den oben gegebenen Erörterungen durch den Parallelismus der Doppelbilder von *a* und *c* bei nicht vollständiger Deckung kontrollieren kann, so verschmilzt niemals *a* und *b*, sondern *a* und *c*. Man kann sich nach HERING hiervon leicht überzeugen, wenn man beim freien Stereoskopieren die beiden Bilder durch allmähliche Vermehrung der Konvergenz der Gesichtslinien gegeneinander schiebt, oder wenn man an dem Strich *a* eine Marke anbringt, welche sich dann stets an dem vertikalen, nicht an dem schrägen Strich des Sammelbildes wiederfindet. Bei dem allmählichen Aneinanderrücken der Bilder sieht man allerdings, wenn das eine Ende von *a* an das ihm nähere Ende von *b* heranrückt, diese Enden zu einem perspektivischen Schrägstrich verschmelzen, und glaubt dann eine Verschmelzung der ganzen Striche zu sehen, bei weiterer Annäherung aber, wenn *a* mit *b* sich zu kreuzen beginnt, löst sich diese Verschmelzung wieder, bis *a* mit *c* sich deckt und verschmilzt. Ist dagegen (bei bestimmten Lagen der Visierebene und bestimmter Haltung des Kopfes) die Stellung der Augen eine solche, dafs die vertikalen Trennungslinien gegeneinander konvergieren, so treten andre Modi der Verschmelzung mit dem gleichen stereoskopischen Effekt ein. Ist die Lage der Trennungslinien eine solche, dafs bei der allmählichen Gegeneinanderschiebung die Striche *a* und *b* parallel erscheinen, so verschmelzen sie auch bei der Deckung, weil sie auf identischen Stellen sich abbilden, dann kann aber von einer identischen Lage von *a* und *c* keine Rede sein. Ist ein mittlerer Grad von Raddrehung der Augen vorhanden, so dafs bei der Annäherung der Bilder *a* weder mit *b* noch mit *c* parallel erscheint, so kann es bei der Übereinanderschiebung geschehen, dafs die obere Hälfte von *a* mit der oberen Hälfte von *b*, die untere Hälfte mit der unteren von *c* verschmilzt, weil diese Abteilungen zwar nicht auf ganz, aber doch auf nahezu identischen Netzhautlinien sich abbilden. Somit ist unter allen Bedingungen der WHEATSTONEsche Versuch ein Beweis für, aber nicht gegen das ausnahmslose zwangsmäfsige Einfachsehen mit identischen Netzhautstellen. Ganz in derselben Weise verwandeln

Fig. 160.

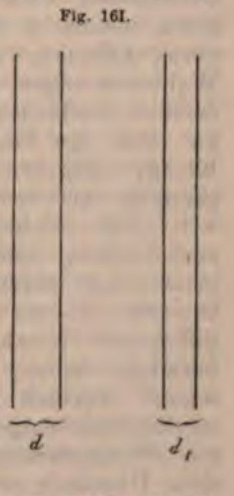
c b a

ındre von NAGEL und WUNDT als Beispiele des Doppeltsehens dentischen Stellen angegebene Versuchsdata, deren Besprechung ıu weit führen würde, bei genauer Analyse ihrer Bedingungen Erscheinungen aus Einwänden gegen die Identitätslehre in en derselben. Dafs die von WUNDT behauptete Spaltung eines dentischen Stellen erzeugten Nachbildes in Doppelbilder auf Irrtum beruht, ist bereits nachgewiesen.

Durch die vorstehenden leicht auf ihre Richtigkeit zu prüfenden Versuche RINGS ist ohne Zweifel bewiesen worden, dafs unter normalen Verhält- mit identischen Punkten nicht doppelt gesehen wird. Pathologischerseits agegen berichtet[1], dafs gewisse Fälle von Schielen vorkommen, in welchen iden abnorm zueinander gestellten *foveae centrales* nicht wie identische, n wie differente Punkte reagieren, jedoch ihre gewohnten Beziehungen nder wenigstens mitunter wiedererhalten, wenn ein operativer Eingriff sche Augenstellung beseitigt. Aus diesen Beobachtungen ist geschlossen u, dafs sich Deckpunkte unter Umständen in differente, und differente in unkte umzuwandeln vermöchten, und damit das von WHEATSTONE aus- chene Prinzip von neuem auf den Schild erhoben; ob mit Recht, ist h. Denn einesteils ist in den angezogenen Fällen gar nicht untersucht n, wie die *fovea centralis* des schielenden Auges zur Blicklinie orientiert Es wäre aber denkbar, dafs ihre Trennungslinien in noch viel höherem zur letzteren gedreht waren als unter normalen Verhältnissen, die auf *foveae centrales* entworfenen Bilder nicht nahezu identische, sondern lifferente Punkte der Netzhautgruben erregten. Andernteils läfst sich uch nichts darüber aussagen, in welcher Art die eine Fovea durch die bnormerweise korrespondierende Stelle der andren Retina unterstützt da Prüfungen des stereoskopischen Sehens, welche hierüber allein Auf- erteilen könnten, bisher vollständig fehlen.

Auf der andren Seite hat man gegen die Identitätslehre die von WHEATSTONE beobachtete Thatsache benutzen wollen, ınter Umständen solche Bilder beider Netz- zu einfachen Wahrnehmungen führen, e nachweisbar auf nicht identischen Stellen . Es wird diese Thatsache bei der Lehre stereoskopischen Sehen nähere Würdigung , hier nur ein Beispiel dafür und der weis, dafs dasselbe die Identitätslehre nicht legt. Bietet man dem einen Auge ein paar echte Parallellinien von bestimmter Distanz, em andren Auge ein eben solches von wenig rer oder kleinerer Distanz, so sieht man bei unverrückter Fixation, wenn z. B. die linie jedes Auges die Mitte der linken des ihm dargebotenen Paares (s. Fig. 161) doch nur ein einfaches Linienpaar, dessen nz dem Mittel der beiden wirklichen nde d und d_1 entspricht, dessen beide

Fig. 161.



[1] Vgl. PICKFORD, *Arch. f. physiol. Heilkunde.* 1842. p. 590. — A. V. GRAEFE, *Arch. f.* . 1854. Bd. I. Abth. 1. p. 82 u. fg. — A. GRAEFE, ebenda. Bd. V. Abth. 1. p. 128 u. fg. — LTZ, *Handb. d. physiol. Optik.* 1867. p. 699.

Komponenten aber wohlgemerkt in zwei verschiedenen hintereinander gelegenen Ebenen zu verlaufen scheinen. Da sich nun unter den bezeichneten Umständen nur die beiderseitigen linken Linien auf identischen Netzhautpartien abbilden können, die beiden rechten wegen ihrer verschieden groſsen Entfernung von den linken dagegen notwendig differente Netzhautstellen in Erregung versetzen müssen, so beweist die trotzdem stattfindende Verschmelzung der letzteren allerdings, daſs Erregungen zweier differenter Netzhautpunkte in der Wahrnehmung auf ein einfaches Objekt bezogen werden können. Noch schlagender spricht für die Möglichkeit eines solchen Verhaltens die Thatsache, daſs auch zwei den beiden Augen dargebotene Kreise von etwas verschiedenem Halbmesser in der Wahrnehmung zu einem einfachen, aber aus der Ebene des Papiers schräg hervortretenden Kreise von mittlerem Durchmesser zusammenflieſsen. Damit ist aber noch lange nicht erwiesen, daſs differente und identische Netzhautpunkte physiologisch einander gleichwertig sein müſsten. Denn das physiologische Verhalten der letzteren ist, wie hier in Erinnerung zu bringen ist, wesentlich dadurch charakterisiert, daſs die gleichzeitige und gleichartige Erregung zweier derselben der Wahrnehmung qualitativ nichts verleiht, was nicht bereits durch die Erregung eines einzigen derselben gegeben wäre. Dagegen trägt, wie die eben beschriebenen Experimente aufs deutlichste lehren, die aus der gemeinsamen Erregung differenter Partien beider Netzhäute hervorgegangene einfache Wahrnehmung immer noch die Spuren ihres zwiefachen Ursprungs in dem abweichenden stereoskopischen Effekt an sich. Es verhalten sich, um den unsers Erachtens bestehenden Unterschied durch ein Bild zu veranschaulichen, die durch identische Punktpaare vermittelten Wahrnehmungen zu den durch differente vermittelten, wie der Ton zum Klange, akustische Wahrnehmungen, welche dem Laien alle beide von gleicher Einfachheit erscheinen, und von welchen in Wirklichkeit doch nur die eine, der Ton, auf einem relativ einfachen, die andre, der Klang, hingegen ganz zweifellos auf einem sehr zusammengesetzten nervösen Erregungsvorgange beruht. Und ebenso wie wir die einheitliche Auffassungsweise des Klangs darauf zurückführen müssen, daſs uns zumeist die Übung mangelt, gleichzeitig gegebene differente Tonempfindungen psychisch zu trennen, ebenso werden wir das Verschmelzen der von differenten Netzhautpunkten erzeugten Empfindungen darauf zu beziehen haben, daſs die durch die Einrichtung des Sinnesorgans faktisch bedingten Doppelbilder als solche der Aufmerksamkeit entgehen. Wir haben bereits auseinandergesetzt, daſs die Wahrnehmung von Doppelbildern überhaupt durch verschiedene Umstände sehr erschwert wird, sodaſs dem Laien sogar solche Doppelbilder entgehen, welche von sehr differenten Netzhautstellen herrühren und räumlich also weit auseinander liegen. Diese

Schwierigkeiten wachsen, wenn der räumliche Abstand der beiden Einzelbilder abnimmt, und sind am gröfsten, wenn die Doppelbilder nahezu identischen Stellen angehören. Übung und Aufmerksamkeit können die Sonderung solcher wenig verschiedener Doppelbilder in hohem Grade erleichtern. HERING gibt z. B. an, dafs ihm häufig bei Betrachtung stereoskopischer Figuren, bei denen, wie unten bewiesen werden soll, der körperliche Effekt auf der Verschmelzung differenter Konturen beruht, diese Verschmelzung nicht mehr gelinge. Auf den wichtigsten Umstand, welcher diese Sonderung vereitelt, hat VOLKMANN[1] aufmerksam gemacht. Die körperlichen Gesichtsobjekte entwerfen fast immer in unsern beiden Augen notwendig mehr oder weniger differente Bilder; die regelmäfsig infolge dieser Differenz vorhandenen Doppelbilder einzelner Teile, einzelner Konturen eines solchen Objekts stehen in Widerspruch mit der reellen Einfachheit, welche uns aus unzähligen, besonders mit Hilfe des Tastsinns gewonnenen Erfahrungen bekannt ist. Diese Erfahrungen, welche die unmittelbare sinnliche Wahrnehmung der Duplizität Lügen strafen, bringen uns dahin, dieselbe schliefslich nicht mehr zu beachten, oder verhindern uns, die an und für sich schwierige Sonderung solcher wenig differenten Doppelbilder zu üben. Entweder also verlernen wir im Interesse der Übereinstimmung unsrer Gesichtswahrnehmungen mit den objektiven Verhältnissen das ursprünglich vorhandene rein sinnliche Doppeltsehen auch mit nahezu identischen Stellen, oder wir erlernen die Sonderung solcher räumlich fast zusammenfallenden Eindrücke nicht, weil die Erfahrung uns im Gegenteil dazu drängt, dieselben in ihrer Verschmelzung zu erhalten. Wir können aber diese Sonderung durch speziell darauf gerichtete Übung erlernen, so gut als wir durch Übung die Sonderung räumlich getrennter Eindrücke auf einer Netzhaut verfeinern, die kleinste wahrnehmbare Distanz bis auf das geringste durch die anatomischen Einrichtungen unsers Sehorgans vorgesehene Mafs herabdrücken lernen. Damit ist die Auffassung des Einfachsehens mit differenten Stellen als Akt reiner Sinnesthätigkeit (PANUM[2]) widerlegt.

Nachdem somit die Identitätslehre als immer noch mit den Thatsachen verträglich dargethan ist, kommen wir zu der eigentlichen Hauptfrage: worauf beruht die einfache räumliche Wahrnehmung mit identischen Punkten? Am nächsten liegt unstreitig der Gedanke an irgend welchen anatomischen Konnex der identischen Nervenelemente beider Netzhäute, und in der That haben auch viele Physiologen eine anatomische Vereinigung der von identischen Stellen kommenden Sehnervenfasern an irgend einem Ort angenommen. Einige meinten, dafs in dem Chiasma je zwei identische Fasern zu einem einfachen Leiter zum Hirn verschmelzen, andre,

---

[1] VOLKMANN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 1.

[2] PANUM, *Physiol. Unters. über das Sehen mit zwei Augen.* Kiel 1858, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 63 u. 178.

dafs erst im Hirn eine gemeinschaftliche Einsenkung zweier solcher Fasern in einen einfachen Endapparat stattfinde, andre liefsen die cerebralen Ursprungspunkte identischer Fasern durch Kommissurenfasern der beiden Hirnhälften in Verbindung treten. Ein anatomischer Beleg ist für keine dieser Hypothesen beigebracht worden und auch schwerlich beizubringen; eine Spaltung zentraler Opticusfasern im Chiasma ist sogar thatsächlich widerlegt. Dafs aber identische Fasern in irgend welchem organischen Zusammenhang stehen, geht unzweideutig aus den später zu besprechenden Beobachtungen über gleichzeitige Lähmung identischer Abteilungen beider Augen (Hemianopsie) hervor. Die scheinbar einfachste und natürlichste Art dieses Zusammenhangs, die Vereinigung je zweier identischer Fasern in einem zentralen Empfindungsapparat, stöfst auf physiologische Bedenken, welche sich aus einer genauen Analyse des Effekts der gleichzeitigen Erregung identischer Punkte ergeben. Bestände nämlich diese Art der Verbindung, so müfste voraussichtlich in jeder Beziehung der gleiche Erfolg eintreten, ob wir nun von zwei Eindrücken den einen auf eine bestimmte Stelle des einen, den andern auf die dazu identische Stelle des andren Auges wirken lassen, oder beide Eindrücke kombiniert nur auf die betreffende Stelle des einen Auges applizieren. Es müfste also z. B. in jeder Beziehung für den Effekt gleichgültig sein, ob wir den einen Netzhautpol durch eine bestimmte Menge blaues, den andren durch eine bestimmte Menge gelbes Licht reizen, oder ob wir beide Lichtmengen nur dem einen Netzhautpol zuführen. Nun lehrt aber die Erfahrung, dafs zwar in vielen Beziehungen die Verteilung zweier Eindrücke auf zwei identische Punkte ihrer Vereinigung auf einem äquivalent ist, in andern wesentlichen Beziehungen jedoch Unterschiede des Erfolgs faktisch existieren.

Die hierher gehörigen Erscheinungen führen den Namen des **Wettstreits der Netzhäute oder der Sehfelder.**[1] Werden identische Stellen beider Netzhäute von qualitativ identischen Reizen getroffen, so füllen sie gemeinsam den einfachen Wahrnehmungsort mit dem gleichartigen Eindruck aus, doch, wie bereits nachgewiesen wurde, nicht mit der Summe der beiderseitigen Erregungen, nicht mit der doppelten, sondern mit der einfachen Helligkeit, an deren Erzeugung beide Netzhäute komplementären Anteil haben, jede in diesem Fall wahrscheinlich die Hälfte beiträgt. Der einfachste Beweis dafür liegt in der bereits angeführten Thatsache, dafs eine weifse Fläche durchaus nicht immer heller zu erscheinen braucht, wenn man sie mit zwei Augen, als wenn man sie mit einem betrachtet. Diese Teilung ist bereits als das Ergebnis eines Wettstreits zu betrachten, in welchem jede

---

[1] Vgl. MUELLER. *Physiol. d. Gesichtssinnes.* Leipzig 1826. p. 79; *Lehrb. d. Physiol.* 1837. Bd. II. p. 387. — HELMHOLTZ. *Handb. d. physiol. Optik.* Leipzig 1867. p. 767 u. fg. — AUBERT. *Handb. d. ges. Augenheilk.*, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. 1876. Bd. II. p. 550 u. fg.

Netzhaut ihren Eindruck dem einfachen Wahrnehmungsort aufzudrängen sucht, welcher Kampf aber, da er mit gleichen Waffen und gleichen Kräften geführt wird, mit geteiltem Sieg endet. Anders verhält es sich, wenn die gleichzeitigen Eindrücke auf identische Stellen differenter Natur sind. Hier ist das Resultat des Streits entweder ein entschiedener bleibender Sieg der einen Netzhaut, welche ihren Eindruck allein in das Sehfeld einträgt mit vollständiger Verdrängung des Eindrucks der andren, oder der Erfolg ist ein hin- und herschwankender; bald erscheint am Wahrnehmungsort der Eindruck der einen, bald derjenige der andren Netzhaut, oder endlich es tritt auch hier, wenigstens vorübergehend, Frieden ein; beide Netzhäute halten zu komplementären Anteilen mit einer Mischung ihrer Eindrücke das Sehfeld besetzt. Die Erscheinungen des Wettstreits sind zuerst von J. MUELLER genauer beobachtet, die Momente, welche auf den Erfolg desselben von Einfluſs sind, von PANUM, AUBERT, DONDERS u. a.[1] erläutert worden. Am evidentesten treten erstere bei folgendem einfachen Versuche hervor. Erregen wir die eine Netzhaut durch gelbes, die andre durch blaues Licht, indem wir entweder bei binokularer Betrachtung einer weiſsen Fläche dem einen Auge ein blaues, dem andren ein gelbes Glas vorhalten, oder unter dem Stereoskop dem einen eine gelbe, dem andren eine blaue Fläche darbieten, so zeigt sich ein unruhiger Farbenwechsel im gemeinsamen Sehfeld. Selten und in der Regel nur sehr vorübergehend, einigen Beobachtern, z. B. FUNKE, fast niemals, und namentlich nie gleichzeitig in ganzer Ausdehnung, erscheint es in der Mischfarbe beider Farben, also weiſs oder, genauer gesagt, grau. In der übrigen Zeit spinnt sich ein fortwährender Kampf ab, meistens mit verschiedenem, oft gleichzeitig entgegengesetztem Erfolg an verschiedenen Stellen des Sehfeldes, selten mit gleichzeitigem totalen Sieg der einen Farbe auf dem ganzen Sehfeld. Bald erscheint der gröſsere Teil desselben rein blau gefärbt, dann taucht plötzlich am Rande oder in der Mitte oder an verschiedenen Stellen ein mattes Gelb auf, welches reiner und reiner wird und seine blaue Umgebung weiter und weiter überflutet, bis es wieder dem siegreichen Blau das Feld räumt u. s. f. Während dieses Phasenwechsels erscheint das Sehfeld stets metallisch glänzend, bei einem Kampf zwischen Schwarz und Weiſs z. B. grauglänzend wie polierter Stahl. Unter den Momenten, welche den Sieg im Wettstreit entscheiden, sind besonders folgende hervorzuheben. Einmal st es nach den Versicherungen sehr sorgfältiger Beobachter[2] möglich,

[1] Vgl. PANUM, a. a. O. — AUBERT, *Physiol. d. Netzhaut*. Breslau 1865. p. 293. — A. PRÉVOST, *Essai sur la théorie de la vision binoculaire*. Génève 1843. — DONDERS, *Arch. f. Ophthalm.* 1867. Bd. XIII. 1. Abth. p. 9. Anm. — W. v. BEZOLD, POGGENDORFFs *Annalen*. 1874. Jubelband. p. 585. — DOBROWOLSKY, PFLUEGERs *Arch.* 1875. Bd. X. p. 56.

[2] O. FUNKE, dieses Lehrbuch. 4. Aufl. 1866. p. 445. — J. MUELLER, *Lehrb. d. Physiol.* 1837. Bd. II. p. 388. — HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. 1867. p. 775.

wenn beide Netzhäute wie in dem oben beschriebenen Beispiel mit gleichen Kräften kämpfen, willkürlich durch eine psychische ihrer Art nach nicht bestimmt zu definierende Anstrengung der einen oder der andren Netzhaut für kürzere oder längere Zeit das Übergewicht zu verschaffen. Zweitens gibt es gewisse objektiv begründete Verhältnisse der beiderseitigen Eindrücke, welche geeignet sind, dem einen derselben die Präponderanz zu sichern. Dahin gehört z. B. überwiegende Helligkeit einer der beiden Lichtreize. Fällt auf eine Stelle der einen Netzhaut ein sehr heller Eindruck, auf die identische der andren ein dunkler, so kommt ersterer in der Regel ausschliefslich zur Geltung, übertönt letzteren vollständig. Eines der interessantesten Entscheidungsmomente ist dasjenige, welches PANUM mit dem Ausdruck „Dominieren der Konturen" bezeichnet und trefflich erläutert hat. Dasselbe erklärt sich am besten durch folgenden einfachen von H. MEYER[1] angegebenen Versuch. Bringt man vor das eine Auge eine gleichmäfsig gefärbte Fläche, vor das andre eine solche, in welcher zwei verschiedene Farben in einer scharfen Grenze aneinanderstofsen, so sieht man die beiden Farben der zweiten Fläche scharf und rein in der Nähe der Berührungsgrenze, während sie entfernt davon mit der Farbe der ersten Fläche streiten, oft zu einer Mischfarbe mit ihr verschmelzen. Dasselbe tritt ein, wenn statt zweier verschiedener Farben zwei verschiedene Helligkeiten derselben Farbe in einer scharfen Grenze sich berühren. Ein solches Aneinanderstofsen verschiedener Farben oder Helligkeiten ist aber die ausschliefsliche Bedingung des Sichtbarwerdens der Umrisse der Gesichtsobjekte; ein Objekt hebt sich von seinem Grunde nur ab, d. h. seine Grenzen werden sichtbar, wenn es in Farbe oder Helligkeit von ihm differiert oder durch einen Schlagschatten auf letzterem eine dunkle Fläche in seiner Umgebung erzeugt; die Kante eines Würfels sehen wir, weil die von ihr geschiedenen Flächen ungleich hell sind u. s. f. Wahrscheinlich ist es die Konstrastwirkung der aneinandergrenzenden Farben und Helligkeiten, welche die Aufmerksamkeit der Seele sich erzwingt und so der sie vermittelnden Netzhautpartie den Sieg im Wettstreite über die identischen Stellen der andren verschafft. Sind auf beiden Netzhäuten Konturen vorhanden, welche aber nicht identisch liegen, sondern sich kreuzen, so tritt an der Kreuzungsstelle ein Wettstreit der Konturen ein, es überdecken sich wechselsweise die von der einen und die von der andren Netzhaut vermittelten Wahrnehmungen der Konturen.

Eine entscheidende Antwort auf die oben gestellte anatomische Frage ist aus den Erscheinungen und Gesetzen des Wettstreits nicht abzuleiten. Auf der einen Seite scheint der Umstand, dafs differente

---

[1] Vgl. PANUM, *Physiol. Unters. üb. d. Sehen. mit zwei Augen*. Kiel 1858. — H. MEYER, *Arch. f. Ophthalm*. 1855. Bd. II. Abth. 2. p. 77.

Eindrücke auf identische Stellen nicht zwangsmäfsig zu einem Mischeindruck verschmelzen, sowie die Thatsache, dafs die Aufmerksamkeit willkürlich die Empfindungen der einen oder der andren Netzhaut bevorzugen kann, entschieden gegen die Einheit des Empfindungsapparats identischer Fasern zu sprechen. Auf der andren Seite ist die Möglichkeit einer Verschmelzung der beiderseitigen Eindrücke zu einer Mischempfindung schwer mit der Annahme diskreter Empfindungsapparate vereinbar.

Die letzte Frage, welche hier berührt werden mufs, betrifft das Verhalten identischer Punkte hinsichtlich der von ihnen vermittelten Raumvorstellungen. In dieser Beziehung haben alle Vertreter der Identitätslehre bis auf HERING keinen Anstofs daran gefunden, identischen Punkten ein absolut gleichartiges Lokalisationsvermögen zuzusprechen, mit andern Worten, ihnen vollkommen identische Lokalzeichen zuzuerkennen. HERING, dessen scharfsinniger Theorie räumlicher Wahrnehmungen wir bereits bei einer andren Gelegenheit kurz gedacht haben, will dagegen identischen Punkten nur identische Sehrichtungen vindiziert wissen, wobei die von ersteren erzeugten Lichtempfindungen zwar von identischen Höhen- und Breitengefühlen begleitet wären, nicht aber (mit Ausnahme der von den Netzhautmitten produzierten Empfindungen) von identischen Tiefengefühlen. Wenn daher auch, sobald die Erkenntnis des Gegensatzes zwischen Ich und Aufsenwelt erworben ist, die Erregungen identischer Punkte in gleicher Richtung zum Vorstellungsbilde des Gesamtkörpers lokalisiert würden, so würden sie deshalb ursprünglich noch nicht an dem gleichen Orte, sondern in gleicher Richtung hintereinander vorgestellt. Die Grundlage der HERINGschen Lehre, das von ihm entwickelte System der binokularen Sehrichtungen ist leicht zu verstehen und, wie schon früher hervorgehoben, auch leicht als richtig zu erweisen. Wären die Richtungslinien des Lichts, wie früher allgemein angenommen wurde, zugleich die Richtungslinien des Sehens, so müfsten wir beim Binokularsehen jedes betrachtete Ding gleichzeitig in zwei verschiedenen Richtungen sehen, was undenkbar ist. Wir können wohl durch Reflexion zu dem Urteil gelangen, in welcher Richtung ein Objekt zum rechten oder zum linken Auge liegt, so gut wir auf demselben Weg zur Vorstellung gelangen, in welcher Richtung es zum Fufs oder zur Hand liegt; aber wir können nicht gleichzeitig die Lage eines Dinges auf das rechte und das linke Auge beziehen. Wir beziehen sie auch nicht auf das eine oder das andre, sondern, da jedes derselben auf die Berücksichtigung seiner Eindrücke bei der Bildung der Richtungsvorstellung das gleiche Recht hat, auf ein ideales einfaches mittleres Auge, welches wir uns durch Übereinanderschiebung beider Augen in der Gegend der Nasenwurzel entstanden denken können. Man kann sich nach HERING das System der binokularen Sehrichtungen vorstellen als ein System von Linien,

welche von dem Knotenpunkt dieses idealen mittleren Auges radienartig in den Sehraum ausstrahlen, zu jedem identischen Punktpaar gehört ein solcher Radius als gemeinsame Sehrichtung. Die gemeinsame Sehrichtung der beiden Netzhautmitten ist die Hauptsehrichtung, die bewufste Richtung des binokularen Blicks. Diese Hauptsehrichtung entspricht stets der in der Visierebene gelegenen Halbierungslinie des Konvergenzwinkels der beiden Gesichtslinien. Stehen die Gesichtslinien parallel geradaus, wie bei Fixation eines unendlich fernen in der Medianlinie gelegenen Objekts, so ist die Medianlinie stets die Sehrichtung der beiden Netzhautmitten; alles, was sich auf der einen oder der andren oder gleichzeitig auf beiden abbildet, erscheint irgendwo auf der genannten Linie. Sehen wir ein Objekt, welches unter diesen Verhältnissen auf beiden Netzhautpolen sich abbildet, in der richtigen Entfernung, so sehen wir es allerdings im Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien, deswegen aber nicht etwa auf diesen Linien als Sehrichtungen. HERING hat durch schlagende Versuche dargethan, dafs bei den bezeichneten Augenstellungen die Bilder der Netzhautmitten nicht notwendig auf den Gesichtslinien, wohl aber notwendig auf der Medianlinie erscheinen. Der evidenteste Beweis liegt in der Thatsache, dafs bei stereoskopischer Betrachtung zweier in der Distanz der Augenknotenpunkte auf Papier gezeichneter Punkte mit parallelen Gesichtslinien ein einfacher Punkt scheinbar in der Mitte der beiden wirklichen Punkte, also auf der Medianlinie in der Ebene des Papiers gesehen wird, welcher also weder in dem unendlich fernen Durchschnittspunkt der parallelen Gesichtslinien, noch überhaupt auf einer derselben, noch doppelt auf den Durchschnittspunkten beider mit dem Papier, sondern an den wirklichen Orten der Objekte erscheint. Die Entfernung von der Nasenwurzel, in welcher wir die Bilder der Netzhautmitten auf der Medianlinie sehen, wird durch die verschiedenen schon erörterten Momente bestimmt, sie trifft durchaus nicht immer mit der wirklichen Entfernung des die Bilder erzeugenden Objekts zusammen, und nur wenn dies der Fall ist, sehen wir das Objekt auch auf dem Durchschnittspunkt der Gesichtslinien. Bei einer und derselben Stellung der Gesichtslinien können die Bilder der Netzhautmitten in den verschiedensten Entfernungen auf der Medianlinie je nach den bestimmenden Momenten erscheinen. Neigen wir bei symmetrischer Konvergenz oder Parallelismus der Gesichtslinie die Visierebene nach unten oder nach oben, so neigt sich selbstverständlich in gleichem Sinn und Grad die Hauptsehrichtung mit der in der Visierebene liegenden Medianlinie; wir werden uns bewufst, ob und in welchem Mafse der binokulare Blick nach unten oder nach oben gerichtet ist. Fixieren wir einen aufserhalb der Medianebene nach rechts oder nach links gelegenen Gegenstand mit parallelen oder unsymmetrisch konvergenten Gesichtslinien, so verschiebt sich entsprechend die Hauptsehrichtung, divergiert nach

rechts oder links von der Medianlinie; wir werden uns bewufst, dafs der gemeinsame Blick beider Augen seitwärts gerichtet ist, ohne uns der Stellung der einzelnen Gesichtslinien bewufst zu werden, ebensowenig als wir bei binokularer Fixation eines nahen in der Medianlinie befindlichen Gegenstandes uns ohne besondere Reflexion darüber klar werden, dafs das rechte Auge nach links, das linke nach rechts gedreht ist. Wir sehen bei den unsymmetrischen Augenstellungen die Bilder der Netzhautmitten stets in einer Richtung, welche durch die Halbierungslinie des Konvergenzwinkels der beiden Gesichtslinien dargestellt wird, wiederum in verschiedenen Entfernungen auf dieser Linie, und nur, wenn diese Entfernung der wirklichen Entfernung des Objekts entspricht, auf dem Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien. Wie den Netzhautpolen, so kommt jedem andren identischen Punktpaar beider Augen bei gemeinsamer Thätigkeit eine gemeinsame Sehrichtung zu, welche weder mit der Richtungslinie des einen noch der des andren Punkts zusammenfällt, sondern wie die Hauptsehrichtung durch eine von dem Knotenpunkt des mittleren idealen Auges ausstrahlende Richtungslinie repräsentiert wird, mit andern Worten: wir beziehen die Lage der seitlich im Sehfeld gelegenen Objekte weder auf das eine noch auf das andre, noch gleichzeitig auf beide Augen, sondern auf ein ideales, durch Verschmelzung beider entstandenes mittleres Auge. Jede solche Nebensehrichtung eines bestimmten identischen Punktpaars bildet mit der Hauptsehrichtung einen Winkel von konstanter Gröfse und Lage, ändert daher ihre absolute Lage mit der Lageveränderung der Hauptsehrichtung. Alle Sehrichtungen zusammen bilden einen von dem Knotenpunkte des idealen mittleren Auges als Spitze ausgehenden Conus um die Hauptsehrichtung als Achse. Die Sehrichtung eines bestimmten identischen Punktpaars entspricht der Richtungslinie, welche in dem durch Übereinanderschieben beider Netzhäute entstanden gedachten mittleren Auge von den betreffenden Deckpunkten aus durch den Knotenpunkt dieses idealen Auges gezogen wird. Bei symmetrischer Augenstellung liegen demnach alle Sehrichtungen, welche den identischen Punktpaaren der vertikalen Trennungslinien angehören, notwendig in der Medianebene (gleichviel, ob die vertikalen Trennungslinien senkrecht zur Visierebene stehen oder nicht), alle Sehrichtungen, welche den Punktpaaren der horizontalen Trennungslinien angehören, in der Visierebene (mögen die Trennungslinien in der Visierebene liegen oder nicht); die Sehrichtungen jedes andren identischen Meridianpaars liegen in einer durch die Medianlinie gelegten Ebene, deren Neigung gegen die Medianebene oder Visierebene bestimmt wird durch die Winkel, welche die betreffenden Meridiane in jedem Auge mit den vertikalen oder horizontalen Trennungslinien bilden.

Wie schon angegeben, läfst sich nicht bezweifeln, dafs die binokularen Sehrichtungen dem von Hering aufgestellten Schema

entsprechen, wenn auch selbstverständlich nicht mit mathematischer Genauigkeit, und leicht läſst sich, wie ebenfalls bereits erörtert worden, die Überzeugung gewinnen, daſs die monokularen Sehrichtungen der gleichen Regel unterworfen sind. Die einzige Vorbedingung von relativer Schwierigkeit, welche bei der Prüfung des HERINGschen Gesetzes von dem Beobachter erfüllt werden muſs, ist, daſs er die zu Visierpunkten bestimmten Objekte wirklich auch monokular und binokular genau, vor allem aber stetig zu fixieren imstande sei. Bedenklich scheint aber der zweite hypothetische Teil der HERINGschen Aufstellungen, welcher allen identischen Punkten mit Ausnahme der Kernpunkte verschiedenartige Tiefengefühle vindiziert. Wirklich nachzuweisen ist ein solches Verhalten doch kaum. Eine Linie erscheint immer nur gleichartig als Linie, möge ihr Bild nun direkt durch monokulare Anschauung oder durch die Verschmelzung zweier Bilder bei binokularer Betrachtung gewonnen sein. Ein körperliches Ansehen, wie es sonst aus der Verschmelzung von Eindrücken resultiert, welche wir auf verschieden entfernte, also in verschiedenen Raumtiefen gelegene Lichtreize beziehen, erhält sie aber nicht. Sind ferner, wie HERING will, die Tiefenwerte der äuſseren Netzhauthälften alle von positivem Wert gegenüber denjenigen der inneren, d. h. taxieren wir alle Bilder, welche die äuſsere Hälfte einer Netzhaut treffen, weiter entfernt von uns als diejenigen, welche auf der inneren Hälfte der Netzhaut entworfen werden, so müſste doch wohl eine vertikal stehende Ebene bei monokularer Betrachtung schräg gegen die Blicklinie geneigt und zwar uns nasenwärts näher als schläfenwärts zu liegen scheinen.[1] In Wirklichkeit erkennen wir aber eine vertikale Wand ausnahmslos auch bei monokularer Anschauung als eine solche. Wir sind natürlich weit entfernt, die hier angeführten Dunkelheiten der HERINGschen Hypothese als Beweise gegen die Zulässigkeit derselben geltend machen zu wollen, zumal sie dem klaren Prinzip der Identitätstheorie keinen Abbruch thun; jedenfalls berechtigen sie aber zu dem allgemeinen Schlusse, daſs eine erschöpfende Erklärung der Grundbedingungen dieses Prinzips noch immer ein Desiderat bleibt.

§ 132.

Der Horopter.[2] Der Nachweis der Identität der Netzhäute und der Lage der identischen Punkte bei den verschiedenen Augen-

---

[1] Vgl. HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. Leipzig 1867. p. 815.

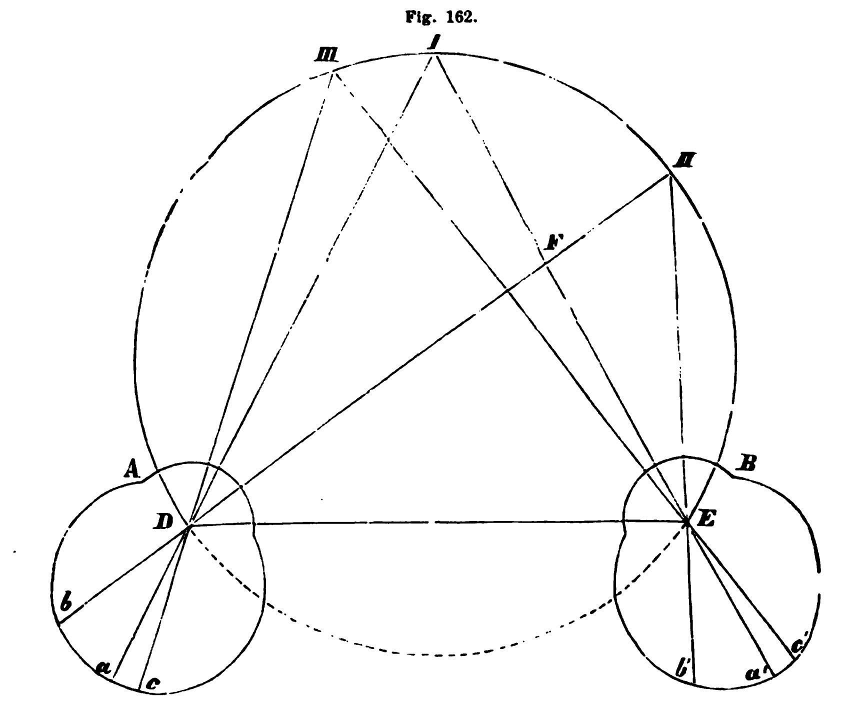
[2] J. MUELLER, *Physiol. d. Gesichtssinnes*. Leipzig 1822 p. 71: *Handb. d. Physiol.* Bd. II. p. 376. — PREVOST, *Essai sur la théorie de la vision binoculaire*. Génève 1843; POGGENDORFFs *Annalen*. 1844. Bd. LXIII. p. 548. — BURCKARDT, *Arch. d. naturf. Ges. in Basel*. Bd. I. p. 123. — MEISSNER, *Beitr. z. Physiol. d. Sehorgans*. Leipzig 1854. — CLAPARÈDE, *Arch. de la Bibl. univ. de Génève*. Oct. Nov. Dec. 1858; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 384. — V. RECKLINGHAUSEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 141. — E. HERING, *Beitr. z. Physiol.* Heft 3, 4 u. 5. — H. HANKEL, POGGENDORFFs *Annalen*. 1864. Bd. CXXII. p. 575. — VOLKMANN, *Physiol. Unters. im Gebiet d. Optik*. 2. Heft. Leipzig 1864. — HELMHOLTZ, *Ber. d. naturhistor. medicin. Gesellsch. zu Heidelberg*. 1863. September; *Arch. f. Ophthalm.* 1864. Bd. X. Abth. 1. p. 1; *Handb. d. physiol. Optik*. p. 713, 745—764.

tellungen bildet die wesentlichste Grundlage für die Lösung der
eiteren Frage nach der Lage der infolge ihrer Abbildung auf
lentischen Punkten gleichzeitig einfach gesehenen Objektpunkte im
ufseren Raum bei den verschiedenen Augenstellungen. Die Ge-
amtheit dieser Objektpunkte bezeichnet man mit dem Namen
Ioropter; die Bestimmung der Gestalt und Lage des Horopters
nter verschiedenen Verhältnissen ist unsre nächste Aufgabe.
in Punkt desselben ist ohne weiteres für alle normalen Augenstel-
ungen gegeben, der Fixationspunkt, welcher infolge seiner Abbil-
ung auf den identischen Netzhautpolen stets einfach erscheint.
Väre die Anordnung und Lage der übrigen identischen Punkte bei
llen Augenstellungen und der Ort der beiden Kreuzungspunkte der
ichtungsstrahlen genau bekannt, so wäre die Bestimmung des
Ioropters eine mit absoluter Genauigkeit zu lösende Aufgabe der
Iathematik, die Bestätigung der auf dem Wege der Rechnung ge-
undenen Resultate auf experimentellem Wege, die Kongruenz des
mathematischen" und des „empirischen Horopters" unzweifelhaft.
)er vorige Paragraph hat indessen zur Genüge dargethan, dafs die
aglichen Unterlagen für die Rechnung nichts weniger als unstreitig
eststehen, und so erklärt es sich, dafs auch in neuester Zeit noch
ie Angaben über die Gestalt des mathematischen Horopters in
esentlichen Punkten nicht harmonieren, abgesehen davon, dafs von
inzelnen auch Fehler in der Rechnung selbst begangen worden sind.
s liegt auf der Hand, dafs die Ergebnisse der Rechnung anders
usfallen müssen, wenn man bei einer bestimmten Stellung der Ge-
ichtslinien eine Raddrehung des Auges statuiert, als wenn man dabei
ie vertikalen Trennungslinien mit den vertikalen Meridianen sich
ecken läfst; anders, wenn man mit Volkmann und Helmholtz
)ifferenzen der Winkel, welche verschiedene Trennungslinien mit
en zugehörigen Meridianen bilden, annimmt, als wenn man mit
Iering von dieser Unregelmäfsigkeit absieht oder sie leugnet. Auf
er andren Seite ist auch die empirische Feststellung des Horopters,
ie Aufsuchung der Punkte in der Aufsenwelt, welche gleichzeitig
it dem Fixationspunkte erscheinen, eine mit so vielen Schwierig-
eiten und Täuschungsquellen behaftete Aufgabe, dafs es erklärlich
t, warum auch auf diesem Wege noch keine Einigung über die
Ioroptergestalt erzielt ist. Die Hauptschwierigkeit liegt in dem
hon erörterten Umstande, dafs wir innerhalb gewisser Grenzen
uch mit differenten Netzhautpunkten einfach sehen, wenig differente
)oppelbilder als solche nicht aufzufassen vermögen, daher das Ein-
chsehen eines äufseren Punkts kein unzweideutiges Kriterium für
ine Abbildung auf identischen Stellen ist. Eben dieser Umstand,
ie Verschmelzung faktischer Doppelbilder zu einfacher Wahrneh-
ung, welche nur durch besonders darauf gerichtete Übung mehr
nd mehr beseitigt werden kann, im Vereine mit der wohlbegründe-
en weitgehenden Vernachlässigung aller seitlichen Netzhautbilder

reduziert auch den Wert des Horopters für unsre Gesichtswahrnehmungen in beträchtlichem Maſse, und hat es erlaubt, daſs bei gewissen häufig benutzten Augenstellungen die Herstellung eines möglichst ausgebreiteten Horopters, d. h. eine solche Stellung der identischen Netzhautpunkte, bei welcher ein möglichst groſser Teil der Auſsendinge einfach erscheint, im Interesse andrer wichtigerer Zwecke geopfert wurde.

Der erste, welcher den Begriff des „Horopters“ in seiner jetzigen Bedeutung feststellte und auf Grund seiner experimentellen Ermittelungen über die Lage der identischen Punkte auf dem Wege

Fig. 162.



der geometrischen Konstruktion einen Teil desselben zu bestimmen unternahm, war J. MUELLER. Es ruht seine Konstruktion auf den Voraussetzungen, daſs die horizontalen Trennungslinien stets in der Visierebene liegen, und daſs auf letzteren die in jedem Auge gleichweit nach gleicher Seite vom Pol entfernten Netzhautpunkte identische sind. Sei *I* Fig. 162 ein Leuchtpunkt, den wir mit den beiden Augen *A* und *B* fixieren, in welchem also die beiden Sehachsen (Gesichtslinien) *a I* und *a' I* sich schneiden. Der Punkt *I* erscheint einfach, weil *a* und *a'*, auf denen er sich abbildet, als Netzhautpole identisch sind. Nun ist ferner unter obiger Voraussetzung *b* der

einen Netzhaut mit b' der andren identisch; ein gleichzeitig auf beiden sich abbildender Objektpunkt muſs also ebenfalls einfach erscheinen. Diesen Punkt finden wir, wenn wir von b und b' aus durch die respektiven Knotenpunkte der beiden Augen die Richtungslinien, auf welchen alle möglichen in b und b' sich abbildenden Punkte liegen müssen, ziehen, wo diese beiden Richtungslinien sich schneiden, also in *II*, liegt der gesuchte Objektpunkt. Ebenso sind c und c' identisch, und nach demselben Verfahren finden wir in *III* den auf ihnen sich abbildenden einfach gesehenen Punkt. Auf dieselbe Weise können wir die einfachen Objektpunkte für alle möglichen identischen Punktpaare der horizontalen Trennungslinien durch Konstruktion bestimmen. Diese Linie, auf welcher die Punkte *I*, *II* und *III* und alle übrigen infolge ihrer Abbildung auf identischen Punkten der horizontalen Trennungslinien mit *I* einfach gesehenen Punkte liegen, ist von MUELLER mit dem Namen Horopter bezeichnet worden; für diese Linie hat MUELLER den geometrischen Beweis, daſs sie in allen Fällen eine durch den Fixationspunkt und die Knotenpunkte beider Augen gelegte Kreislinie sei, in folgender Weise geführt. Da die Entfernung $a\,b = a'\,b'$, so ist $\angle\, a\,D\,b = a'\,E\,b'$, folglich nach bekannten geometrischen Lehrsätzen auch $\angle\, IDII = IEII$, ebenso $\angle\, I\,F\,D = II\,F\,E$, folglich auch $\angle\, D\,I\,II = D\,II\,E$. Auf gleiche Weise ergibt sich, daſs $D\,III\,E = D\,I\,E$ und $= D\,II\,E$. Die Linie, auf welcher *I*, *II*, *III* liegen, muſs demnach eine Kreislinie sein, da nur eine Kreislinie die Eigenschaft hat, daſs auf einer Sehne derselben (der Grundlinie $D\,E$) gegen die Peripherie errichtete Dreiecke an der Peripherie gleiche Winkel haben. Der Radius dieses MUELLERschen Horopterkreises ist selbstverständlich um so gröſser, je ferner der fixierte Punkt von den Augen liegt. Diese MUELLERsche Horopterlehre hatte lange ausschlieſsliche Geltung in der Physiologie behalten, obwohl ihre Mängel auffallend zutage lagen: erstens die Ungenauigkeit der Methode, nach welcher ihr Fundament, die Lage der identischen Stellen, bestimmt war; zweitens die einseitige Berücksichtigung der auf den horizontalen Netzhautmeridianen liegenden identischen Punkte. Letzteren Mangel hat MUELLER wohl empfunden; allein anstatt durch ein entsprechendes geometrisches Verfahren direkt zu bestimmen, ob und wo sich die Richtungslinien in andern Meridianen gelegener identischer Punktpaare schneiden, hat er ohne weitere Begründung die durchaus irrige Behauptung aufgestellt, der Gesamthoropter sei eine Fläche und zwar eine Cylinderfläche, deren Querschnitt den direkt bestimmten Horopterkreis darstellt. Eine solche Horopterfläche ist eine Unmöglichkeit, ebenso eine kugelige Horopterfläche mit dem MUELLERschen Kreis als Äquator, wie sie LUDWIG unter ausdrücklichem Hinweis auf die Notwendigkeit direkter Bestimmungen vermutungsweise angenommen hatte. Die Unmöglichkeit einer solchen Fläche auf dem Wege der Rechnung und des Versuchs dargethan und zuerst die richtige Gestalt des Horopters unter

den von MUELLER supponierten Bedingungen in Gestalt des MUELLERschen Kreises und einer durch den Fixationspunkt gehenden Vertikallinie nachgewiesen zu haben, ist ein Verdienst PREVOSTS, welches erst in neuester Zeit gebührende Anerkennung gefunden hat. PREVOST hatte dagegen den Horopter für alle Augenstellungen, welche mit einer Raddrehung verbunden sind, irrigerweise auf einen Punkt reduziert.

MEISSNER war es, welcher die Erörterung der lange ruhenden Horopterfrage wieder anregte, und wenn ihm auch selbst ihre definitive Lösung nicht gelang, doch für dieselbe die Bahn brach. Er hat zuerst die Notwendigkeit einer exakteren Bestimmung der Lage der identischen Punkte bei verschiedenen Augenstellungen erkannt und eine scharfsinnige, wenn auch nicht völlig ausreichende Methode zur Ausführung dieser Bestimmungen angegeben; er hat demzufolge zuerst die sogenannten Raddrehungen der Augen bei der Bestimmung des Horopters in Rechnung gebracht. Viele seiner Beobachtungen und Folgerungen über die Gestalt des Horopters sind richtig, andre allerdings falsch; vor allem gebührt ihm das Verdienst, zuerst die Gestalt des Horopters bei Tertiärstellungen richtig erkannt zu haben. Jedenfalls ist die heftige Polemik, mit welcher CLAPARÈDE gegen MEISSNER aufgetreten ist und MEISSNERS Horopterlehre als vollkommen irrig zu erweisen versucht hat, in den wesentlichsten Punkten durchaus unbegründet. CLAPARÈDE glaubte ursprünglich die MUELLERsche Cylinderfläche rehabilitieren zu können, nahm jedoch selbst diesen Irrtum später wieder zurück und adoptierte den PREVOSTschen Horopter für alle Fälle, was unzweifelhaft falsch ist. Als beachtenswerte Beiträge zur Horopterlehre sind noch die Arbeiten von BURCKHARDT und v. RECKLINGHAUSEN zu erwähnen.

In neuester Zeit sind durch die exaktere Gestaltung der Identitätslehre zwei Lösungen des Horopterproblems hervorgerufen worden, die eine von HERING, die andre von HELMHOLTZ, welche wir in ihren Grundzügen nebeneinander stellen wollen.

Die Voraussetzungen, unter welchen HERING den mathematischen Horopter berechnete, sind oben bei der Lehre von der Identität auseinandergesetzt. Wir erinnern daran, daſs HERING eine rechtwinkelige Kreuzung der horizontalen und vertikalen Trennungslinien statuiert, indem er die Existenz der von VOLKMANN gefundenen Differenzen der Kreuzungswinkel verschiedener Trennungslinien mit den zugehörigen Meridianen zwar zugesteht, aber ihrer Geringfügigkeit und individuellen Schwankungen wegen bei Aufstellung eines allgemeinen Horopterschemas ignorieren zu dürfen glaubt. Wir erinnern ferner daran, daſs HERING sich von der Gestalt der Netzhaut unabhängig machte, indem er den Nachweis führte, daſs solche Richtungsstrahlen zu identischen Stellen führen, welche mit den Gesichtslinien Winkel von gleicher Gröſse und Lage bilden. Ferner verweisen wir auf die gegebenen Erörterungen über die Lage der Trennungslinien bei verschiedenen Augenstellungen. Wie wir eben-

falls bereits andeuteten, hat HERING die übliche Einteilung der Netzhäute nach Meridianen und Parallelkreisen verlassen und dafür, besonders zur Erleichterung der Horopterkonstruktion, die Einteilung nach Längsschnitten und Querschnitten eingeführt. Die horizontale Trennungslinie nennt er den mittlen Querschnitt, die vertikale den mittlen Längsschnitt. Durch den mittlen Querschnitt und die Gesichtslinie wird eine Ebene und in dieser Ebene durch den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen eine zur Gesichtslinie rechtwinkelige Linie gelegt; dreht man die Ebene um diese Linie als Achse, so erhält man die oberen und unteren Nebenquerschnitte der Netzhaut, zu deren näherer Bezeichnung die Gröfse des betreffenden Drehungswinkels der Ebene dient. In gleicher Weise wird durch den mittlen Längsschnitt und die Gesichtslinie eine Ebene und in dieser durch den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen eine zur Gesichtslinie rechtwinkelige Linie gelegt; die Drehung der Ebene um diese Linie als Achse gibt die rechten und linken Nebenlängsschnitte der Netzhaut. Jede durch einen Querschnitt um den Kreuzungspunkt gelegte Ebene nennt HERING eine Querebene, jede durch einen beliebigen Längsschnitt und den Kreuzungspunkt gelegte Ebene eine Längsebene; jede Längs- oder Querebene enthält die Gesamtheit aller dem betreffenden Netzhautschnitt zugehörigen Richtungsstrahlen. Diese in den äufseren Raum verlängerten Schnittebenen dienen zur Bestimmung des Horopters. Schneiden sich zwei identische Ebenen beider Augen irgendwo im äufseren Raum, so bilden sich alle auf dem Durchschnitt gelegenen Objektpunkte auf identischen Netzhautschnitten ab. Die Gesamtheit der Orte, wo identische Längsebenen sich schneiden, nennt HERING den Horopter der Längsschnitte, die Gesamtheit der Orte, wo identische Querebenen sich schneiden, den Horopter der Querschnitte; die Gesamtheit der Orte, welche ebensowohl im Querschnitts- als im Längsschnittshoropter liegen, bilden den eigentlichen Horopter, den „Horopter der Deckstellen.“ Der Horopter der Längs- und Querschnitte und der Horopter der Deckstellen hat demnach bei verschiedenen Stellungen der Augen folgende Gestalt.

1. Stehen beide Gesichtslinien senkrecht zur Grundlinie (Fixation eines unendlich fernen in der Medianebene gelegenen Objekts) und die beiden mittlen Längsschnitte einander parallel, die mittlen Querschnitte demnach in der Visierebene, so stehen alle identischen Längsebenen parallel, schneiden sich also in unendlicher Entfernung, während je zwei identische Querebenen zusammenfallen, sich also überall schneiden. Der Horopter der Längsschnitte ist demnach eine unendlich ferne, zu den Gesichtslinien senkrechte Ebene, der Horopter der Querschnitte der gesamte Raum nach seinen drei Dimensionen, und der Horopter der Längsschnitte zugleich der Horopter der Deckstellen. Die einfachste empirische Bestätigung dieses Horopters ist die That-

sache, daſs bei Betrachtung des gestirnten Himmels mit geradaus gestellten Gesichtslinien alle Sterne einfach erscheinen.

2. Konvergieren beide Gesichtslinien symmetrisch (Fixation eines nahen in der Medianebene gelegenen Objekts), während die mittlen Längsschnitte einander parallel bleiben, also senkrecht zur Visierebene stehen, so konvergieren je zwei identische Längsebenen nach vorn und schneiden sich in einer zur Visierebene senkrechten Geraden, welche für die mittlen Längsebenen durch den Fixationspunkt geht. Die Gesamtheit der Durchschnittslinien aller dieser identischen Längsebenenpaare bildet einen Cylindermantel, welcher die Blickebene senkrecht durchschneidet in einem durch den Fixationspunkt und die beiden Kreuzungspunkte der Richtungsstrahlen gehenden Kreis, den MUELLERschen Horopterkreis. Die beiden mittlen Querebenen fallen in der Visierebene zusammen, je zwei identische Nebenquerebenen schneiden sich in einer zur Visierebene geneigten, in der Medianebene gelegenen Geraden, die Gesamtheit dieser Durchschnittslinien bildet die Medianebene; Visierebene und Medianebene sind demnach der Horopter der Querschnitte. Beide Horopteren schneiden sich in dem bezeichneten Kreise und einer auf diesem Kreise durch den Fixationspunkt gehenden zur Visierebene senkrechten Geraden; dieser Kreis samt Gerade bilden den Horopter der Deckstellen, d. i. den von PREVOST und BURCKHARDT bereits angegebenen Horopter, während MUELLER den Horopter der Längsschnitte, den bezeichneten Cylindermantel, für den Gesamthoropter gehalten hatte.

MEISSNER war für die bezeichneten Augenstellungen, seine konvergenten Sekundärstellungen, zur Annahme eines theoretisch unmöglichen und empirisch leicht zu widerlegenden Horopters in Form einer senkrecht zur Medianlinie durch den Fixationspunkt gelegten Ebene gelangt. Er suchte im Anschluſs an eine früher von BAUM entwickelte Ansicht aus der Gestalt der Netzhaut die Notwendigkeit abzuleiten, daſs der in der Visierebene gelegene Teil des Horopters nicht eine Kreislinie sein könne, sondern eine parallel zur Grundlinie durch den Fixationspunkt gehende Gerade sein müsse. Diese Ableitung ist theoretisch durchaus falsch, die Gestalt der Netzhaut, wie HERING gezeigt hat, überhaupt für den Horopter gleichgültig; es ist ferner durch einfache Versuche zu zeigen, daſs Punkte, welche auf MEISSNERS angeblicher horizontalen Horoptergeraden seitlich vom Fixationspunkte liegen, nicht einfach gesehen werden. Daſs eine Linie, welche mit jener Geraden zusammenfällt, einfach erscheint, erklärt sich daraus, daſs sie im Querschnittshoropter liegt, beweist aber keineswegs, daſs sie im Totalhoropter liegt; es erscheint bei Sekundärstellungen jede in der Visierebene enthaltene Linie einfach, weil sie sich auf den identischen Mittelquerschnitten abbildet; MEISSNER hätte daher auf diesen Grund hin die ganze Visierebene seinem Horopter einverleiben müssen. Endlich, selbst wenn MEISSNERS horizontale Horopterlinie richtig wäre, ist es ganz ungerechtfertigt, sie als horizontalen Durchschnitt zu betrachten und aus der Gegenwart einer vertikalen und einer rechtwinkeligen im Fixationspunkt sich kreuzenden Horoptergeraden zu schlieſsen, daſs der Horopter eine Fläche sei. Ein einfacher durch v. RECKLINGHAUSEN angegebener Versuch widerlegt diese angebliche Horopterfläche schlagend. Man zeichne auf Papier zwei rechtwinkelig sich kreuzende Linien, halte das Papier senkrecht zur Medianlinie, so daſs die horizontale Linie in der Visierebene liegt, und fixiere bei Sekundärstellung den Kreuzungspunkt: beide

Linien erscheinen einfach, obwohl nur die Vertikale beiden Horopteren angehört. Zeichnet man aber über oder unter der Horizontalen eine zweite parallele Linie, so erscheint diese in gekreuzten Doppelbildern, während sie auch einfach erscheinen müfste, wenn die Papierfläche Horopterfläche wäre, wie MEISSNER behauptet.

3. Stehen die Gesichtslinien einander parallel senkrecht zur Grundlinie (Fixation eines unendlich fernen Punkts in der Medianebene), stehen dagegen infolge sogenannter Raddrehung der Augen die beiden mittlen Längsschnitte nicht parallel, sondern konvergieren sie gegeneinander in einem nach oben oder unten geöffneten Winkel, sind demnach auch die mittlen Querschnitte aus der Visierebene herausgedreht, symmetrisch gegeneinander geneigt, so schneiden sich je zwei identische Längsebenen unterhalb oder oberhalb der Visierebene in einer zu dieser und der Medianlinie parallelen Geraden, deren Abstand von der Visierebene von dem Grad der Konvergenz der mittlen Schnittlänge abhängt. Die Gesamtheit dieser Durchschnittslinien aller identischen Längsebenen bildet eine zur Visierebene parallele Ebene oberhalb der ersteren, wenn die Längsschnitte nach oben konvergieren, unterhalb, wenn sie nach unten konvergieren,wie dies in der Regel der Fall ist. Diese Ebene ist der Horopter der Längsschnitte. Je zwei identische Querebenen schneiden sich in einer der Medianebene angehörigen Geraden, die Gesamtheit dieser Durchschnitte bildet die Medianebene, den Horopter der Querschnitte. Beide Horopteren schneiden sich in einer der Medianebene angehörigen, der Visierebene parallelen, unterhalb oder oberhalb derselben gelegenen Linie, deren Abstand von der Visierebene durch den Grad der Raddrehung, d. i. der Konvergenz der Längsschnitte bestimmt wird; diese Linie ist der Horopter der Deckstellen.

4. Konvergieren die Gesichtslinien symmetrisch nach einem in der Medianlinie gelegenen Punkt, während die beiden mittlen Längsschnitte gegeneinander nach unten oder oben konvergieren, so konvergieren je zwei identische Längsebenen nach unten oder oben und schneiden sich in einer zur Visierbene geneigten Geraden. Die Gesamtheit dieser Durchschnittslinien, mithin der Horopter der Längsschnitte, bildet den Mantel eines schiefen Kegels, welcher die Visierebene in dem MUELLERschen Horopterkreis schneidet, und dessen Spitze senkrecht unter oder über dem hinteren Durchschnittspunkt dieses Kreises mit der Medianlinie liegt. Die identischen Querebenen schneiden sich in geraden Linien, welche in der Medianebene enthalten und zur Visierebene verschieden geneigt sind; die Gesamtheit dieser Durchschnitte bildet eine mit der Medianebene zusammenfallende Ebene, den Horopter der Querschnitte. Beide Horopteren schneiden sich in einer der Medianebene angehörigen, zur Visierebene geneigten Geraden; dieselbe ist mit dem oberhalb der Blickebene gelegenen Ende vom Gesicht weggeneigt, wenn die mittlen Längsschnitte nach unten konvergieren, mit dem

unteren Ende, wenn letztere nach oben konvergieren. Die Gröſse der Neigung dieser Horopterlinie hängt von dem Grad der Konvergenz der Längsschnitte und der Konvergenz der Gesichtslinien, also der Entfernung des Fixationspunkts, ab.

Der letztbeschriebene Horopter ist bereits von MEISSNER auf experimentellem Wege richtig aufgestellt worden mit Hilfe der Methode, welche wir bereits bei Erörterung der Lage der identischen Punkte besprochen haben. Es bleibt dies ein Verdienst MEISSNERS, wenn auch seine Methode mit gewissen Fehlern, welche HERING gerügt hat, behaftet sein mag. Verschiedene einfache von MEISSNER angegebene Versuche sind zur Demonstration dieser Horopterlinie geeignet. Fixiert man bei horizontaler Visierebene (und geradgehaltenem oder vorgeneigtem Kopf) einen Punkt eines in der Medianebene ausgespannten nahen Fadens, so erscheint der Faden in gekreuzten Doppelbildern, sobald er senkrecht zur Visierebene steht; die Doppelbilder nähern sich, je mehr man den Faden aus seiner senkrechten Lage so neigt, daſs sein oberes Ende sich vom Gesicht entfernt, bei einer gewissen Neigung erscheint er einfach, weil er dann in der Horopterlinie liegt. Fixiert man einen vor dem Faden in der Medianlinie gelegenen Punkt, so erscheint ersterer in parallelen Doppelbildern, sobald er in der angegebenen Weise und dem erforderlichen Grade gegen die Visierebene geneigt ist. Oder man bringt in der Medianlinie drei Punkte hintereinander an und fixiert den mittelsten: es erscheint dann der vordere in gekreuzten, der hintere in ungekreuzten Doppelbildern; die Doppelbilder nähern sich einander, sobald man den vorderen Punkt aus der Visierebene abwärts, den hinteren aufwärts bewegt, um bei einem gewissen Abstand der Punkte von der Visierebene zu einfachen Bildern zu verschmelzen. Die Verbindungslinie der drei Punkte bei dieser Lage ist die geneigte Horopterlinie der Tertiärstellungen. Daſs auſser dem Fixationspunkt kein andrer Punkt der Visierebene bei der in Rede stehenden Augenstellung im Horopter liegt, zeigt sich evident an einem in der Visierebene durch den Fixationspunkt gespannten Faden, welcher bei allen möglichen Neigungen gegen die Medianlinie (auſser wenn er mit der Gesichtslinie eines Auges zusammenfällt) in gekreuzten Doppelbildern erscheint.

5. Wenn die Gesichtslinien unsymmetrisch nach einem auſserhalb der Medianlinie gelegenen Punkt konvergieren, und keine Raddrehung der Augen stattfindet, die Längsschnitte also parallel stehen, die Querschnitte in der Visierebene liegen, so bleibt der Horopter der unter 2 angegebene, MUELLERS Horopterkreis und PREVOSTS vertikale Horopterlinie, mit dem einzigen Unterschied, daſs letztere nicht mehr durch den Fixationspunkt geht, dieser vielmehr seitlich auf der Kreislinie liegt. Findet dagegen Raddrehung statt und zwar in ungleichem Grade auf beiden Augen, so daſs die Längsschnitte verschieden groſse Winkel mit der Visierebene bilden, so erhält man als Horopter der Längsschnitte und Querschnitte Flächen höherer Ordnung; dieselben durchschneiden sich stets in einer durch den Fixationspunkt laufenden Kurve doppelter Krümmung. Immer bleibt der Horopter eine Linie, nie reduziert er sich auf einen Punkt, den Fixationspunkt, wie MEISSNER und VOLKMANN irrigerweise für bestimmte Fälle angenommen haben.

Die genauere geometrische Entwickelung des Horopterproblems, wie sie HERING gegeben hat, und die von H. HANKEL durch analytische Behandlung der gleichen Grundlagen gelieferte Kontrolle für die Richtigkeit der HERINGschen Lösung können wir hier nicht wiedergeben.

Die Resultate, zu welchen HELMHOLTZ bei der analytischen Behandlung des Horopterproblems gelangte, sind teilweise von den HERINGschen abweichend. Die Hauptursache davon ist, daſs HELMHOLTZ seiner Rechnung ein andres Schema der Anordnung der identischen Punkte und andre Lagerungen bestimmter Meridiane bei bestimmten Augenstellungen zu Grunde legt. Er geht von der Annahme aus, daſs bei horizontal und parallel geradeaus gerichteten Gesichtslinien die horizontalen Trennungslinien beider Netzhäute in der horizontalen Visierebene liegen, die vertikalen Trennungslinien dagegen nach unten konvergieren, die horizontalen daher nicht rechtwinkelig, sondern unter einem Winkel schneiden, welchen HELMHOLTZ für sein Auge um 1° 13′ von einem Rechten abweichend fand. Da er wie HERING die Netzhäute in identische Längsschnitte, welche den vertikalen Trennungslinien parallel sind, und identische Querschnitte, welche den horizontalen Trennungslinien parallel sind, einteilt, so schneiden sich demnach alle Längsschnitte und Querschnitte unter dem angegebenen Winkel. Als direkten Beweis für die Richtigkeit dieser Voraussetzung gibt HELMHOLTZ an, daſs, wenn man unter dem Stereoskop jedem Auge ein System paralleler Horizontallinien bietet, welche von einem System nahezu vertikaler Linien in der Weise gekreuzt werden, daſs letztere in der für das linke Auge bestimmten Figur mit ihrem oberen Ende etwas nach links, in der rechten Figur etwas nach rechts geneigt sind, alle Linien vollkommen sich decken. Nach HELMHOLTZ verschmelzen demnach bei der genannten Augenstellung zwei wirklich horizontale Linien zu einer einfachen horizontalen, zwei wirklich nach unten konvergierende Linien zu einer einfachen scheinbar vertikalen, während zwei wirklich vertikale Linien in konvergenten Doppelbildern erscheinen. Er stimmt also mit VOLKMANN darin überein, daſs vertikale und horizontale Trennungslinien nicht rechtwinkelig sich kreuzen, während HERING diese Abweichung vernachlässigt, weicht aber von VOLKMANN wie von HERING darin ab, daſs er nicht wie letztere bei der bezeichneten Augenstellung die horizontalen Meridiane regelmäſsig zur Visierebene geneigt findet, sondern nur ausnahmsweise nach anhaltendem Gebrauch der Augen für die Nähe. Auch HELMHOLTZ macht sich von der Gestalt der Netzhaut unabhängig, indem er die Lage eines bestimmten identischen Punkts nicht nach dem Ort der Netzhaut, welchen eine bestimmte Richtungslinie trifft, sondern nach der Stelle bezeichnet, an welcher eine um den Kreuzungspunkt der Richtungslinien (oder vielmehr „Visierlinien", eine Unterscheidung, die hier wenig in Betracht kommt) als Zentrum gedachte Kugelfläche von der betreffenden Visierlinie geschnitten wird; er bezeichnet diese Hilfskugelfläche mit dem Namen „Sehfeld", den Punkt dieses Sehfeldes, an welchem die zu einem Objektpunkt gehörige Visierlinie dasselbe trifft, als den geometrischen Ort des Objektpunkts. Die Art der geometrischen Abmessung der Lage eines Sehpunkts geschieht in ganz

ähnlicher Weise, wie sie von HERING ausgeführt wurde, nach Breite und Höhe. Eine für jedes Auge durch den Kreuzungspunkt der Visierlinien gelegte Äquatorialebene, deren Pol der Blickpunkt (d. i. der Durchschnittspunkt der Gesichtslinie mit dem Sehfeld) ist, wird von dem scheinbar horizontalen und den scheinbar vertikalen Meridianen geschnitten; die Schnittlinien nennt HELMHOLTZ die Äquatorialachsen dieser Meridiane. Die Lage eines Punkts im Sehfeld wird bestimmt, indem man den Höhenwinkel, welchen eine durch ihn und die Äquatorialachse des horizontalen Meridians gelegte Ebene mit diesem, und den Breitenwinkel angibt, welchen eine durch den fraglichen Punkt und die Äquatorialachse des vertikalen Meridians gelegte Ebene mit letzterem bildet.

Die Bestimmung der Form des Horopters, welchen HELMHOLTZ als „den Inbegriff aller Punkte des Raums, welche in korrespondierende Punkte beider Sehfelder projiziert werden", definiert, erleichtert er dadurch, daſs er wie HERING zunächst zwei Partialhoropteren berechnet und dann deren Durchschnitt, den Totalhoropter, aufsucht. Er bestimmt zunächst alle Punkte des Raums, welche beiden Augen auf gleicher Höhe erscheinen (infolge ihrer Abbildung auf identischen Querschnitten), und bezeichnet den Inbegriff derselben als Horizontalhoropter (HERINGS Querhoropter); zweitens bestimmt er alle Punkte, welche beiden Augen unter gleichen Breitenwinkeln erscheinen, der Inbegriff derselben ist der Vertikalhoropter (HERINGS Längshoropter), den Durchschnitt beider, den eigentlichen Horopter, nennt er Punkthoropter. Die durch Gleichungen bestimmte Form des Horizontal- und Vertikalhoropters ist im allgemeinen eine Fläche zweiten Grades, ein Hyperboloid mit einer Mantelfläche, welche aber bei gewissen Lagen des Fixierpunkts in eine Kegelfläche oder zwei sich schneidende Ebenen übergeht; der Punkthoropter ist daher im allgemeinen „die Schnittlinie zweier Hyperboloide, also eine Kurve doppelter Krümmung, in Ausnahmsfällen aber kann er auf gerade Linien und ebene Kurven, d. h. Kegelschnitte und Kreise, zurückgeführt werden." Für die verschiedenen Augenstellungen aber ergeben sich nach HELMHOLTZ folgende spezielle Horopterformen.

1. Der Fixationspunkt liegt in endlicher Entfernung in der Medianebene. Dann schneiden sich die beiderseitigen horizontalen Äquatorialachsen sowohl als auch die vertikalen in der Medianebene, erstere etwas hinter der Grundlinie, um so weiter, je stärker die Augen konvergieren, letztere bei horizontaler Visierebene und der für HELMHOLTZ' Augen gefundenen Konvergenz der vertikalen Meridiane etwa 5 Fuſs unter der Visierebene; letzterer Schnittpunkt nähert sich der Visierebene, wenn diese gehoben wird, entfernt sich, wenn sie gesenkt wird, um bei starker Senkung aus unendlicher Entfernung unterhalb in eine endliche Entfernung oberhalb der Visierebene überzuspringen. Beide Schnittpunkte liegen notwendig

n der senkrecht zur Visierebene stehenden gemeinsamen Schnittlinie eider Äquatorialebenen mit der Medianebene. Die Bestimmung der age beider Schnittpunkte ist erforderlich zur Horopterbestimmung. Der Horizontalhoropter besteht in diesem Fall aus zwei sich schneienden Ebenen, der Medianebene und einer durch den Schnittpunkt er Horizontalachsen und die Zentra der Visierlinien gelegten Ebene. Der Vertikalhoropter ist eine durch den MUELLERschen Horopterkreis ehende Kegelfläche, deren Spitze der Schnittpunkt der Vertikalchsen bildet. Der Punkthoropter besteht erstens aus einer geraden inie, welche durch den Fixationspunkt und den Schnittpunkt der ertikalachsen gezogen ist (Schnittlinie des Kegels mit der Medianbene), zweitens dem Durchschnitt der zweiten Horizontalhoropterbene mit dem Kegel. Dieser Kegelschnitt geht stets durch die eiden Zentra der Visierlinien und besteht bei der Primärlage der isierebene aus dem MUELLERschen Horopterkreis, bei gehobenem Blick us einer Ellipse, deren mediane Achse kleiner als die quere ist und elche die gerade Horopterlinie unterhalb des Fixationspunkts schneidet, ei gesenktem Blick aus einer Ellipse mit längerer Medianachse, welche ie gerade Horopterlinie oberhalb des Fixationspunkts schneidet.

2. Der Fixationspunkt liegt in unendlicher Entfernung in der Medianebene, die Gesichtslinien demnach arallel und die horizontalen Meridiane in der Visierebene. Dann iegen die Äquatorialachsen der letzteren, folglich auch ihr Schnittunkt mit der Medianebene in der Verbindungslinie der Zentra der Visierlinien, es stellt demnach jede durch diese Zentra gelegte Ebene, . i. der ganze unendliche Raum den Horizontalhoropter dar. Der Kegel des Vertikalhoropters reduziert sich, da der MUELLERsche Kreis unendlich grofs wird, auf zwei sich schneidende Ebenen, eine lurch die Zentra der Visierlinien senkrecht zur Visierebene gelegte Ebene, welche nicht in Betracht kommt, und eine parallel zur Visierbene durch den Schnittpunkt der Vertikalachsen gelegte Ebene, velche zugleich den Punkthoropter darstellt. Da dieser Schnittunkt bei horizontaler Visierebene etwa in der Gegend der Füfse liegt, o ist nach HELMHOLTZ unter den in Rede stehenden Bedingungen lie gesamte horizontale Bodenfläche Horopter. Diese Horopterform bildet die wesentlichste Abweichung von denen, welche lie Rechnung auf Grund des alten Identitätsschemas und der von ndern beobachteten Lage der Trennungslinien ergibt. Wie oben rörtert wurde, fanden sowohl HERING als VOLKMANN bei horizontaler Visierebene und Fixation eines unendlich fernen, in der Medianebene elegenen Punkts die horizontalen Trennungslinien nicht in der Visierebene, daher der Horopter unter diesen Verhältnissen keine Ebene, sondern nur eine der Blickebene parallele Linie sein kann. Aufserdem würden bei HERING, wenn selbst bei der genannten Augenstellung die horizontalen Trennungslinien in der Visierebene agen, die vertikalen Trennungslinien nahezu vertikal stehen, und

bei VOLKMANN so schwach nach unten konvergieren, daſs die HELMHOLTZsche Horopterebene tief unter die Ebene des Fuſsbodens fallen würde. Diese Abweichung ist darum wichtig, weil HELMHOLTZ dem Zusammenfallen des Horopters mit der Fuſsbodenfläche eine hohe praktische Bedeutung zuschreibt. Er ist der Ansicht, daſs die räumlichen Anschauungen, welche wir beim Binokularsehen erhalten, ihre gröſste Genauigkeit für diejenigen Objekte erreichen, welche im Horopter liegen, daſs demnach für unsre Ortsbewegungen u. s. w. die richtige Beurteilung der Tiefendimension der Bodenfläche, der Entfernung ihrer Einzelheiten von groſsem Wert sei. Wir werden erst im folgenden Paragraphen von den Tiefenwahrnehmungen des Doppelauges handeln, können daher hier auf eine Kritik dieser HELMHOLTZschen Ansicht nicht eingehen.

5. Der Fixationspunkt liegt auſserhalb der Medianebene bei Primärlage der Visierebene, also bei in der Visierebene liegenden horizontalen Trennungslinien. Dann liegt der Schnittpunkt der Äquatorialachsen der letzteren auſserhalb der Medianebene und zwar auf derjenigen Seite, von welcher der Blick abgewendet ist. Der Horizontalhoropter besteht aus zwei sich schneidenden Ebenen, der Visierebene und einer Ebene, welche senkrecht zur Visierebene so durch den Schnittpunkt der Äquatorialachsen gelegt ist, daſs sie parallel zur Halbierungslinie des Konvergenzwinkels der Gesichtslinien steht. Der Vertikalhoropter ist ein Hyperboloid, dessen zur Visierebene parallele Durchschnitte kreisförmig sind. Der Punkthoropter besteht aus dem MUELLERschen Kreis und einer geraden Linie, welche durch den Durchschnittspunkt der Medianebene mit dem MUELLERschen Kreis geht, welche aber infolge der Neigung der vertikalen Trennungslinien nicht senkrecht zur Kreisebene steht, sondern eine durch Konstruktion zu findende Abweichung von dieser Lage zeigt.

§ 133.

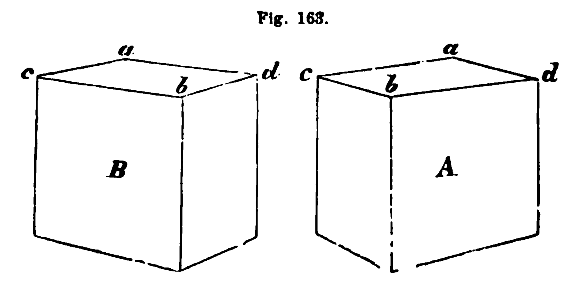
Vom stereoskopischen Sehen. Der wesentliche Unterschied des binokularen Sehfeldes dem monokularen gegenüber ist die zwangsmäſsig der Wahrnehmung sich aufdrängende Körperlichkeit seines Inhalts, die unmittelbare Ausarbeitung desselben nach der dritten Dimension des Raums, der Tiefendimension. Sehen wir mit beiden Augen auf eine Landschaft, so erscheinen auf den ersten Blick alle ihre Einzelheiten in den der Wirklichkeit mehr oder weniger entsprechenden Verhältnissen hintereinander geordnet, das Nahe drängt sich uns entgegen, das Ferne weicht zurück, selbst die ebene Straſse oder Eisenbahn streckt sich vor dem Doppelauge, der wirklichen Länge des sichtbaren Teils mehr oder weniger gemäſs, in die Tiefe. Betrachten wir die Landschaft durch ein Fenster oder ein nahe vor den Augen befindliches Gitter, so erscheinen die Teile der ersteren weder in den Rahmen des Fensters oder die

Maschen des Gitters hereingezogen, noch letztere auf den fernen Häusern oder Bergen ruhend, sondern Gitter und Landschaft erhalten sich selbständig, die Maschen des Gitters drängen sich als einer nahen Ebene angehörig der Wahrnehmung auf, die Landschaft weicht plastisch hinter derselben zurück. Betrachten wir einen in deutlicher Sehweite vor uns befindlichen Körper, z. B. einen Würfel oder eine Kugel, binokular, so erscheint er uns unmittelbar körperlich, die Kanten und Ecken des Würfels in ihren wahren Entfernungen hintereinander geordnet, die Kugel nicht als Scheibe, sondern ihre Oberflächenpunkte von dem uns zugewandten Pol aus successive zurückweichend. Allerdings legen wir auch das monokulare Sehfeld nach der Dimension der Tiefe aus, ordnen den Inhalt desselben in mehr oder weniger richtigen Verhältnissen hintereinander, erkennen auch monokular die Form des Würfels und unterscheiden die Kugel von der Scheibe, ja oft zeigt sich kein merklicher Unterschied in der körperlichen Erscheinung eines Objekts bei doppeläugiger und bei einäugiger Betrachtung. Dennoch besteht ein solcher Unterschied in allen Fällen. Die einäugige Tiefenwahrnehmung ist wenigstens grofsenteils eine direkte, beruht auf der bewufsten oder unbewufsten, auf Erfahrungen begründeten Interpretation gewisser Eigentümlichkeiten der flächenhaften Netzhautbilder, welche bereits bei der Erörterung des Monokularsehens aufgezählt wurden. Fehlen diese Erfahrungsunterlagen, so wird die monokulare Tiefenanschauung unsicher oder fällt ganz weg; beseitigen wir durch gleichförmige Beleuchtung von allen Seiten an einer Kugel die charakteristische Verteilung von Licht und Schatten, so unterscheidet sie das Einauge nicht mehr von einer Scheibe, zeichnen wir von einem vielflächigen Kristall nur die Konturen, ohne zugleich die Flächenschattierung wiederzugeben, so wird die Auffassung seiner Form erschwert oder unmöglich, während die Konturen allein, sobald sie dem Doppelauge unter den sogleich zu erörternden Bedingungen dargeboten werden, genügen, ein überraschend körperliches Anschauungsbild zu erzeugen. Nichts beweist evidenter die Überlegenheit der binokularen über die monokulare Tiefenauffassung, als wenn man die bekannten, für das Stereoskop bestimmten Konturzeichnungen von Kristallen zunächst monokular und sodann unter dem Stereoskop binokular betrachtet. Diesen Unterschied auf seine Ursachen zurückzuführen, die Bedingungen aufzusuchen, welche beim Gebrauch des Doppelauges das direkte sichere Sehen nach der dritten Dimension des Raums vermitteln, und das Gesetz der binokularen Tiefenlokalisation festzustellen, ist die Aufgabe dieses Paragraphen. Eine allseitig adoptierte Lösung derselben gibt es noch nicht; man streitet noch, ob das binokulare Tiefsehen das Resultat einer angeborenen Einrichtung des Doppelauges, oder doch auch auf dem Erfahrungswege erworben ist, d. i. auf der erlernten Auslegung gewisser Verhältnisse der gleichzeitigen Bilder beider Augen zueinander beruht, wobei

die Vertreter der letzteren Anschauung vielleicht zu wenig berücksichtigen dürften, daſs das Erlernen doch immer nur möglich ist, wenn bestimmte anatomische Mechanismen von Geburt an gegeben worden sind, und daſs das von dem Individuum einstmals vielleicht wirklich empirisch Erworbene auf die Nachkommen vererbt worden, diesen also angeboren sein kann.

Offenbar steht das stereoskopische Sehen des Doppelauges in irgend welchem Kausalverhältnis zu dem Vorgang der Zusammensetzung eines einfachen gemeinschaftlichen Sehfeldes aus den gleichzeitigen Eindrücken beider Netzhäute; es handelt sich ja eben darum, zu erklären, wie die zum einfachen Anschauungsbild eines Körpers verschmolzenen Doppeleindrücke seiner einzelnen Punkte in dem richtigen Verhältnis hintereinander geordnet werden. Es ist daher vor allem erforderlich, genau die Beschaffenheit der Bilder zu analysieren, welche ein gleichzeitig mit beiden Augen betrachteter

Fig. 163.



Körper auf beiden Netzhäuten entwirft. Auf Grund einer solchen Analyse hat zuerst WHEATSTONE den wichtigen Umstand hervorgehoben, daſs ein naher Körper notwendig zwei wesentlich verschiedene Bilder auf beiden Netzhäuten entwerfen muſs. Von dieser Thatsache kann man sich leicht überzeugen. Halten wir z. B. einen Würfel in deutlicher Sehweite so vor das Gesicht, daſs zwei diametral gegenübergelegene Kanten in der Medianebene liegen, und schlieſsen abwechselnd das eine und das andre Auge, so überzeugen wir uns leicht, daſs die perspektivische Verkürzung, in welcher er erscheint, für das eine Auge auffällig von derjenigen für das andre Auge abweicht. Während wir mit dem linken Auge die nach links von der Vorderkante befindliche Fläche unverkürzt, die rechte dagegen mehr oder weniger perspektivisch verkürzt sehen, verhält es sich für das rechte Auge umgekehrt, dem linken Auge erscheint der Würfel wie *B*, dem rechten wie *A*. Die Unterschiede der beiden Bilder nehmen ab mit der Entfernung des Würfels von den Augen und werden bei einem gewissen Abstand endlich unmerklich. Es liegt nun auf der Hand, daſs die beiden zusammengehörigen Bilder *B* und *A* desselben Objekts sich unmöglich auf beiden Netzhäuten vollkommen decken, alle entsprechenden Punkte und

Linien beider Bilder auf identische Punkte beider Netzhäute fallen können. Denken wir uns die Augen z. B. so gestellt, daſs die Punkte *bb* auf den beiden Polen der Netzhäute sich abbilden, so kann *c* oder *d* im linken Auge nicht auf einen identischen Punkt zu demjenigen treffen, auf welchen *c* oder *d* im rechten Auge fällt; *c* fällt links weiter vom Pole entfernt, *d* näher als rechts auf; identisch sind aber nur gleichweit vom Pole abstehende Netzhautpunkte. Wie kommt es nun, daſs beim Betrachten des Würfels mit beiden Augen derselbe trotz der Nichtdeckung der beiden Bilder einfach, und durch diese Nichtdeckung körperlich erscheint? Wheatstone[1] war es, welcher nachwies, daſs wirklich die körperliche Erscheinung eines Gegenstandes durch die Differenz der beiden Netzhauteindrücke bedingt ist, nicht bloſs trotz derselben zustande kommt, lieſs sich aber beim Versuch, zu erklären, wie wir trotz dieser Differenz einfach sehen, zu falschen Schlüssen verleiten. Den erstgenannten Beweis liefert das von Wheatstone erfundene Stereoskop. Liegt die Ursache der körperlichen Erscheinung in der Differenz der beiden Netzhautbilder, so muſs ein beliebiger Gegenstand vollkommen körperlich sich uns darstellen, wenn wir jedem Auge für sich eine Zeichnung des Gegenstandes darbieten, welche genau dem auf die Netzhautfläche projizierten Bilde desselben entspricht: die gleichzeitige Betrachtung der beiden künstlichen Projektionen muſs in gleicher Weise zur einfachen und körperlichen Wahrnehmung des Gegenstandes führen, wie die direkte Abbildung des Gegenstandes in denselben Projektionen auf beiden Netzhäuten, wenn wir nur durch passende Augenstellung dafür sorgen, daſs die Zeichnung diejenige Stelle jeder Netzhaut einnimmt, auf welche bei direkter Betrachtung das entsprechende Bild fällt. Der Erfolg bestätigte diese Voraussetzung Wheatstones vollkommen.

Es bedarf zum Stereoskopieren nicht notwendig eines besonderen Instruments, sobald man sich durch Übung die Fähigkeit erworben hat, willkürlich die Gesichtslinien parallel geradeaus zu stellen und diese Stellung auch bei Betrachtung einer nahen Fläche festzuhalten, ungeachtet der schwer zu bekämpfenden Neigung, den Gesichtslinien eine solche Konvergenz zu geben, daſs sie sich in einem dieser Fläche angehörigen Fixationspunkt schneiden. Bringen wir die den beiden Netzhautbildern entsprechenden Projektionszeichnungen eines Gegenstandes so auf die Papierfläche, daſs die Distanz der beiden Bilder des Fixationspunkts der Distanz der Knotenpunkte des Auges gleich ist, und halten das Papier in deutlicher Sehweite senkrecht zu den parallel gestellten Gesichtslinien, sodaſs das Bild des Fixationspunkts jederseits in die betreffende Gesichtslinie zu liegen kommt, so fallen die Bilder der beiden Zeichnungen genau auf dieselben Netzhautstellen, auf welchen bei direkter binokularer Betrachtung des Gegenstandes derselbe in seinen differenten Projektionen sich abbildet. Diejenigen, welche die Parallelstellung der Gesichtslinien nicht in der Gewalt haben, können den gleichen Erfolg erzielen, wenn sie die beiden Zeichnungen vertauschen, die für das rechte Auge bestimmte links, die für das linke rechts in der be-

[1] Wheatstone, *Philosoph. Transactions.* 1838. Part II. p. 371, u. Poggendorffs *Annal.* 1839. Bd. XLVII. p. 625, 1842. Supplementbd. p. 1.

zeichneten Distanz anbringen und durch absichtliches Schielen die Gesichtslinien vor dem Papier so zur Kreuzung bringen, dafs jede nach der Kreuzung das ihr zugehörige Bild des Fixationspunkts trifft. Das unter dem Namen Stereoskop jetzt allgemein bekannte Instrument erfüllt die erwähnten Bedingungen dadurch, dafs es mit Hilfe entweder passend geneigter Spiegel (Wheatstone) oder prismatischer Gläser (Brewster) bei konvergent gestellten Gesichtslinien jedem Auge das Bild der ihm zugehörigen stereoskopischen Zeichnung auf die geeigneten Netzhautstellen, die Bilder des Fixationspunkts demnach auf die beiderseitigen Netzhautpole leitet. Der Voraussetzung entsprechend erzeugen die unter diesen Verhältnissen betrachteten stereoskopischen Zeichnungen ein einfaches körperliches Anschauungsbild.

Legen wir unter das Stereoskop die obigen Zeichnungen *B* und *A*, so dafs *B* dem linken, *A* dem rechten Auge geboten wird, so erscheint uns ein einfacher Würfel und dieser so überraschend körperlich, dafs wir trotz der sicheren Kenntnis von der flächenhaften Zeichnung, welche der Anschauung zu Grunde liegt, die Ecke *b* als vor *a* befindlich erkennen, und aufserstande sind, beide in eine Ebene zusammenzudrängen. Es erscheint uns auch die Ecke *b* nicht mehr ungleichweit von *c* und *d* entfernt, weder näher an *d*, wie sie dem linken Auge allein erscheint, noch ferner, wie sie dem rechten Auge allein erscheint, sondern in der Mitte zwischen *c* und *d* und gerade vor *a*, weder rechts noch links davon. Die aus beiden Eindrücken resultierende einfache Erscheinung ist das Mittel zwischen den beiden differenten Bildern. Der wunderbare Tiefeneffekt stereoskopischer Bilder ist wohl jedem aus eigner Anschauung bekannt; das „Natürliche", welches den Laien bei ihrer Betrachtung so aufserordentlich überrascht, liegt eben in der unabweisbar sich aufdrängenden Wahrnehmung der Dimension der Tiefe, welche wegfällt, sobald wir das eine Auge schliefsen. Es ist ferner bekannt, dafs der Tiefeneffekt stereoskopischer Bilder um so beträchtlicher ist, eine je gröfsere Differenz zwischen beiden Bildern besteht. Bei photographischen Aufnahmen von Landschaften z. B. wird sogar oft absichtlich eine Übertreibung der Differenz dadurch bewirkt, dafs der Abstand der beiden Objektive der Camera obscura gröfser gemacht wird, als der Abstand der Augen. Wird eine gewisse Grenze überschritten, so wird die Möglichkeit der Verschmelzung der beiden Bilder aufgehoben. Bei Gegenständen, deren Tiefendimensionen unveränderlich und ihrer typischen Gröfse nach dem Gedächtnis genau eingeprägt sind, vor allen bei stereoskopischen Bildern menschlicher Figuren, wirkt jede solche Übertreibung der Differenz störend.

Wheatstone selbst hat sich bei dem Versuch, die Thatsachen des stereoskopischen Sehens zu erklären, zu einem grofsen Irrtum verleiten lassen. Er glaubte durch dieselben die Lehre von der Existenz identischer Netzhautpunkte überhaupt widerlegen zu können; weil das Stereoskop beweist, dafs auch bei Erregung nicht korrespondierender Netzhautpunkte eine einfache Wahrnehmung zustande kommen kann, und weil nach ihm unter Umständen gleiche Bilder identischer Netzhautpunkte doppelt und an verschiedenen Orten

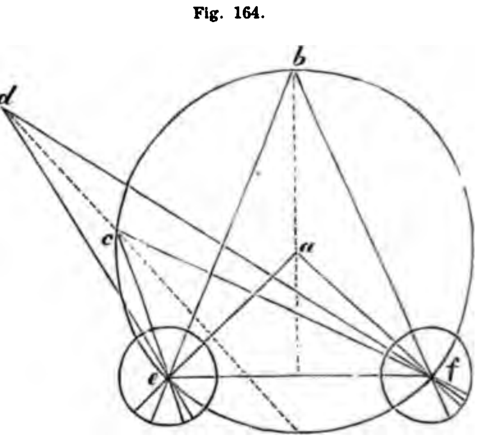
erscheinen können, sollten solche Punkte überhaupt nicht existieren. Wir haben bereits früher (s. o. p. 601 u. fg.) gezeigt, daſs dieser Schluſsfolgerung jede Berechtigung fehlt.

Der erste, welcher die körperliche Wahrnehmung binokular betrachteter Objekte mit der anderweitig so wohl begründeten Identitätslehre in Einklang zu bringen gesucht hat, war BRUECKE.[1] Ihm zufolge ist die stereoskopische Wahrnehmung nicht das Resultat einer räumlichen Verschmelzung differenter Bilder bei unverwandten Augen, sondern einer zeitlichen Verschmelzung einer Reihe nacheinander durch Augenbewegungen erzeugter identischer Partialanschauungen; es soll das Urteil über die Einfachheit und das Verhalten des betrachteten Körpers in der dritten Dimension des Raums kombiniert werden aus einer Reihe getrennter Eindrücke, welche dadurch planmäſsig erzeugt werden, daſs wir den Konvergenzpunkt der Augenachsen successive über das Gesichtsobjekt verschieben. Bleiben wir bei dem einfachen Beispiele des Würfels, so kommen wir nach BRUECKE auf folgendem Umwege zur einfachen körperlichen Wahrnehmung desselben. Wir fixieren zunächst die eine Ecke desselben, z. B. *b*, und sehen dieselbe einfach, da ihr Bild beiderseits die Netzhautpole trifft; während der Fixation von *b* erscheinen aber *a*, *c* und *d* (und alle übrigen Punkte des Würfels, welche nicht in den Horopter fallen) doppelt, weil sie auf differente Netzhautpunkte fallen. Hierauf verschieben wir den Konvergenzpunkt der Augenachsen nach *a*, sodaſs *a* einfach, nun aber *b*, *c* und *d* doppelt erscheinen. So fahren wir fort mit einem stetigen Wechsel des Fixationspunkts, bis alle Punkte des Würfels einmal auf die Netzhautpole oder in den Horopter gefallen und somit einfach erschienen sind. Dieser Wechsel des Fixationspunktes soll so rasch und unbewuſst geschehen, daſs wir mit einem Blick und unbewegtem Auge zu sehen glauben, was successive nacheinander gesehen wird, daſs wir *a* und *b* gleichzeitig einfach zu sehen glauben, weil wir das zeitliche Auseinanderfallen der Fixation von *a* und *b* übersehen. Dazu kommt, daſs Fixation und Aufmerksamkeit sehr schwer voneinander zu isolieren sind, daſs daher während der Fixation von *b* die Aufmerksamkeit von *a* abgelenkt ist und uns deshalb die Duplizität von *a* entgeht; nur mit Mühe und Übung gelingt es zur Erkenntnis dieser Doppelbilder zu gelangen. Es wäre demnach, wenn BRUECKES Voraussetzungen richtig wären, leicht begreiflich, daſs die Seele sich die Vorstellung von der Einfachheit des Objekts aus dem Aggregat der successiv erhaltenen einfachen Eindrücke zusammensetzte. Die körperliche Anschauung, die Auffassung der Tiefe, betrachtet BRUECKE als das Resultat einer Thätigkeit des Muskelsinns; sie beruht nach ihm auf einer Auslegung der Muskelgefühle, welche den von den innern geraden

[1] E. BRUECKE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1841. p. 459; vgl. auch *Vorlesungen über Physiol.* 1874. p. 198 u. fg.

Augenmuskeln bewirkten Wechsel des Konvergenzgrades der Gesichtslinien begleiten. Dafs in der That der Muskelsinn auf diesem Wege uns beim Binokularsehen Vorstellungen von der Entfernung des Fixationspunkts verschafft, ist ein bisher allgemein anerkannter Lehrsatz. HELMHOLTZ, HERING u. a.[1] wollen zwar dem Muskelsinne das Bewufstsein von der Bewegungsinnervation, von den Impulsen also, welche wir unsern Augenmuskeln willkürlich erteilen, substituiert wissen, ändern aber hiermit an dem Wesen der Sache eigentlich nichts, sondern verleihen dadurch im Grunde nur einer speziellen Auffassung hinsichtlich der Entstehung des Muskelsinns Ausdruck. Die Grenzen und Mängel der hier in Rede stehenden Sinnesleistung sind leicht zu zeigen. Erstens können wir, wie bereits J. MUELLER[2] aussprach, mit dieser Methode nur die relativen Entfernungen solcher Objekte, welche in gleicher Richtung zu den Augen auf gerader Linie hintereinander liegen, einigermafsen genau vergleichen, wie beistehende geometrische Betrachtung lehrt. Bringen wir die Gesichtslinien zunächst in a und dann in b zur Kreuzung, so werden wir aus den Muskelgefühlen richtig die Vorstellung bilden, dafs a uns näher als b liegt. Der Konvergenzwinkel der Gesichtslinien in b ist als Peripheriewinkel halb so grofs, als der Konvergenzwinkel in a, der Zentrumwinkel auf gleicher Sehne. Bringen wir dagegen die Gesichtslinien erst in b und dann in c zur Kreuzung, so müfsten, wenn die Muskelgefühle bei gleichen Konvergenzwinkeln gleich wären, c und b gleichweit entfernt erscheinen, da die Winkel der Gesichtslinien in b und c als Peripheriewinkel auf gleicher Sehne gleich sind. Die relative Entfernung von c und d werden wir dagegen wieder richtig mit Hilfe der Muskelgefühle schätzen können. Zweitens wird notwendig die Feinheit der Entfernungsschätzung aus diesen Gefühlen mit der Zunahme des absoluten Abstandes der auf ihre relative Entfernung verglichenen Objekte vom Auge beträchtlich abnehmen. In unmittelbarer Nähe der Augen treten grofse Veränderungen der Augenstellung schon bei geringen Distanzen zweier nacheinander fixierter Objekte ein,

Fig. 164.



[1] Vgl. HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. 1867. p. 601, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 322. — HERING, *Arch. f. Ophthalm.* 1868. Bd. XIV. Abth. 1. p. 11. — DONDERS, ebenda. 1871. Bd. XVII. Abth. 2. p. 13.

[2] J. MUELLER, *Lehrb. d. Physiol.* Bd. II. p. 362.

in grofser Entfernung von den Augen selbst bei grofsen Distanzen der Fixationspunkte voneinander nur kleine Veränderungen. Fixieren wir z. B. zunächst einen 50 cm von der Nasenwurzel entfernten Gegenstand *a*, so müssen wir den Konvergenzwinkel der Gesichtslinien erheblich ändern, um sie auf einem 25 cm entfernten Punkt *b* zur Kreuzung zu bringen. Ist dagegen *a* 30 m vom Auge entfernt und *b* wiederum 25 cm vor *a*, so wird jetzt um die Gesichtslinien von *a* auf *b* zu stellen, eine so geringe Veränderung ihres Winkels, also eine so minutiöse Kontraktion der inneren Augenmuskeln erforderlich sein, dafs wir schwerlich aus der Differenz der Muskelgefühle eine richtige Vorstellung von der Distanz zwischen *a* und *b* zu gewinnen imstande sind.

Dafs das Gefühl, welches die Konvergenzbewegung unsrer Bulbi begleitet, keinen genügenden Mafsstab für die Schätzung irgend gröfserer Distanzen bietet, hat WUNDT[1] durch exakte Versuche bewiesen. Zwingt man sich den Zollstock in der Hand zu einem Urteil, so wird die wirkliche Entfernung meistens um ein Dritteil bis zur Hälfte unterschätzt. Wie genau wir anderseits die absolute Entfernung der Objekte bei kleinen Abständen derselben vom Auge zu taxieren vermögen, zeigen am besten die Versuche von DONDERS.[2] Die betrachteten Gegenstände waren Induktionsfunken, welche in einem dunklen Raume in 65 und 610 mm Distanz von dem Gesichte des Beobachters zwischen den Polenden einer Induktionsspirale übersprangen. Die Aufgabe war die momentan gesehenen Funken mit dem durch eine Kautschukhülle geschützten Finger zu treffen und letzteren solange in der ihm gegebenen Stellung zu erhalten, bis dieselbe nach schneller Aufhellung des Beobachtungsraums kontrolliert werden konnte. Unter 31 Versuchen wurde in 20 die Entfernung um 12,4 mm über-, in 9 um 10,8 mm unterschätzt, in zwei genau richtig beurteilt. Da die Akkommodation erwiesenermafsen bei der Taxierung der absoluten Entfernung in gar keinen Betracht kommt, so kann die scharfe Abstandsschätzung in den von DONDERS untersuchten Fällen nur durch das mit den Konvergenzbewegungen der Bulbi verknüpfte Muskelgefühl bedingt worden sein.

Grofse Genauigkeit erkennt auch HELMHOLTZ[3] der Entfernungsschätzung aus dem Anstrengungsgefühl der die Konvergenzstellung beim binokularen Nahesehen bewirkenden *Recti interni* zu, und zwar auf Grund des folgenden Versuchs. Betrachtet man ein einförmiges Tapetenmuster, dessen identische Stücke nicht weiter voneinander abstehen dürfen, als die Drehpunkte der beiden Augen voneinander entfernt sind, der Art binokular, dafs die beiden Augenachsen vor oder hinter, nicht auf demselben sich schneiden, so erscheint dasselbe durch eine stereoskopische Täuschung nicht in der wirklichen, sondern in einer andern Entfernung. Dieses stereoskopische Bild verhält sich nun in einer bestimmten Beziehung verschieden von dem bei richtiger Augeneinstellung am richtigen Orte gesehenen Muster. Während das letztere unserm Urteil gemäfs seinen Platz nicht verändert, wenn wir den Kopf bewegen, gerät das erstere im gleichen Falle stets in scheinbare Bewegung. Es beeinflussen folglich schon geringfügige Gradverschiedenheiten der Augenkonvergenz unser Urteilsvermögen in ausgesprochenem Mafse, und darum mufs auch der Wechsel der Konvergenz als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel zur genauen Entfernungsschätzung naher Objekte angesehen werden.

Endlich ist hervorzuheben, dafs die Entfernungsbeurteilungen, welche der Muskelsinn schafft, fast immer modifiziert und korrigiert

[1] W. WUNDT, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. Bd. XII. p. 146.
[2] DONDERS, *Arch. f. Ophthalm.* 1871. Bd. XVII. Abth. 2. p. 16.
[3] HELMHOLTZ, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 322.

werden durch die auf anderweitige Erfahrungsmotive begründeten Tiefenwahrnehmungen. Daſs erstere vollständig von letzteren überstimmt werden können, zeigt am besten die schon mehrfach angeführte Thatsache, daſs bei freier stereoskopischer Betrachtung zweier Punkte auf einer nahen Papierfläche trotz der Parallelstellung der Gesichtslinien der einfach gesehene Punkt nicht unendlich fern, sondern im Abstand des Papiers erscheint. So scharfsinnig diese Theorie BRUECKES ist, so wenig läſst sie sich doch halten, einmal weil sie nicht alles erklärt, zweitens, weil mit Bestimmtheit erwiesen ist, daſs die einfache körperliche Wahrnehmung auch dann zustande kommt, wenn ein Wechsel des Fixationspunkts unmöglich gemacht ist. Was den ersteren Einspruch betrifft, so läſst sich, wie BRUECKE selbst zugesteht, jener WHEATSTONEsche Fall, das Einfacherscheinen zweier verschieden groſser Kreise im Stereoskop, nicht aus einem Wechsel des Fixationspunkts erklären; BRUECKES Versuch, diese Erscheinung auf einen Wechsel des Akkommodationszustandes zurückzuführen, ist an sich wenig plausibel, auſserdem aber durch VOLKMANN direkt widerlegt. Es ist ferner, wie ebenfalls VOLKMANN gezeigt hat, mit BRUECKES Theorie nicht füglich zu erklären, warum, wenn wir dem einen Auge eine senkrechte, dem andren eine etwas geneigte Linie darbieten, eine einfache Linie von mittlerer Neigung gesehen wird, oder, wenn wir von zwei nicht äquidistanten Parallellinienpaaren jedem Auge eines darbieten, beide Paare zu einem einfachen Paar von mittlerer Distanz verschmelzen. Was den zweiten Einspruch betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, daſs wir unzweifelhaft imstande sind, die Bewegungen des Auges zu sistieren, bei Betrachtung eines Objekts einen bestimmten Fixationspunkt unverrückt festzuhalten, daſs wir ferner lernen können, bei unverrücktem Fixationspunkt die Aufmerksamkeit beliebig auf alle andern Objektpunkte zu lenken. Betrachten wir auf diese Weise einen nahe vor die Nase gehaltenen Würfel oder die entsprechende stereoskopische Zeichnung, so überzeugen wir uns allerdings, daſs bei Fixation der vorderen Ecke die hintere unzweifelhaft doppelt erscheint, aber weit schwieriger oder gar nicht erkennen wir die Duplizität der Ecken *c* und *d* und der von ihnen abwärts gehenden Kanten. Befindet sich der Würfel in gröſserer Entfernung von den Augen, so wird es überhaupt unmöglich, bei Fixation von *b* irgend einen Punkt oder eine Kante doppelt zu erkennen, obwohl wir bei abwechselnder Schlieſsung des einen und des andren Auges noch deutlich die Differenz der beiderseitigen Ansichten des Würfels, also die Nichtdeckung der beiden Netzhautbilder, erkennen. Ebenso vermögen wir uns bei aufmerksamer Prüfung beliebiger stereoskopischer Bilder mit unverrücktem Fixationspunkt zu überzeugen, daſs zwar eine Anzahl von Objektpunkten doppelt erscheint, eine Anzahl andrer aber, welche nachweisbar nicht im Horopter liegen können, trotz aller Anstrengung sie doppelt zu sehen, einfach bleibt. Es drängt sich uns schon bei diesem Prüfungsverfahren der

Gedanke auf, daſs Bilder nur dann doppelt erscheinen, wenn ihre Differenz eine gewisse Gröſse überschreitet; daſs Objektpunkte noch einfach gesehen werden, wenn der Netzhautpunkt, auf welchen ihr Bild in einem Auge fällt, dem Punkt nicht zu fern liegt, welcher identisch zu dem Bildpunkt im andren Auge ist; daſs wir ferner solche Objektpunkte leichter doppelt wahrnehmen, deren Bild in einem Auge links, im andren rechts vom Netzhautpol fällt, als solche, deren Bilder auf die korrespondierenden Netzhautseiten, nur verschieden weit vom Pol abstehend, fallen; daſs endlich die körperliche Wahrnehmung bei unverrücktem Fixationspunkt nicht minder vollkommen ist als bei BRUECKEs stetigem Horopterwechsel. Ein direkter Beweis gegen BRUECKE ist zuerst von DOVE[1] erbracht worden, indem er zeigte, daſs stereoskopische Bilder auch bei der momentanen Beleuchtung durch den elektrischen Funken einfach und körperlich erscheinen. Da die Dauer des elektrischen Funkens (0,000000868 Sekunden) verschwindend klein ist gegen die Zeit, welche die geringste Augenbewegung erfordert, während der Betrachtung der so beleuchteten Gegenstände also keine Konvergenzänderung der Gesichtslinien bewerkstelligt werden kann, so ist auch die einfache körperliche Wahrnehmung nicht durch solche Bewegungen bedingt. Eine andre Methode dieser Beweisführung hat VOLKMANN[2] ersonnen. Die Beleuchtung mit dem elektrischen Funken hat den Übelstand, daſs man vor dem Versuch im Finstern ist, folglich die Augen nicht sicher auf das zu betrachtende Objekt einstellen und akkommodieren kann. VOLKMANN konstruierte daher ein mit dem Namen Tachistoskop bezeichnetes Instrument, dessen Prinzip darin besteht, daſs die beiden stereoskopischen Zeichnungen unter einem beweglichen Schieber, welcher durch eine willkürlich jeden Moment auszulösende Fallbewegung auf eine äuſserst kurze Zeit von den Zeichnungen weggezogen werden kann, verborgen liegen; eine über jeder Zeichnung auf dem Schieber angebrachte Marke gestattet den Augen sich vor dem Versuch richtig einzustellen und zu akkommodieren. Die Bewegung des Schiebers ist so geschwind, daſs die Zeit, während welcher die Zeichnungen sichtbar sind, gegen die Dauer einer Augenbewegung, geschweige einer solchen Reihe von Augenbewegungen, wie sie BRUECKEs Theorie erfordert, verschwindend klein ist. Trotz dieser sicheren Elimination der Augenbewegungen verschmelzen auch unter dem Tachistoskop stereoskopische Zeichnungen zu einem einfachen körperlichen Bild, merklich verschiedene Konturen zu einfachen Linien. So verschmelzen die beiden WHEATSTONEschen Kreise von verschiedenem Halbmesser zu einem einfachen Kreis von mittlerem Halbmesser, eine senkrechte und eine geneigte Linie zu einer Linie von mittlerer Neigung, zwei Parallellinienpaare von ungleicher Distanz zu einem Paar von mitt-

[1] DOVE, *Monatsber. d. Berliner Akad.* 1841. p. 251.
[2] VOLKMANN, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1859. p. 90.

lerer Distanz, aber was von gröſster Wichtigkeit ist, nur dann, wenn die Differenz beider Bilder eine gewisse Gröſse nicht übersteigt. Bietet man dem einen Auge eine senkrechte, dem andren eine um 40 ⁰ geneigte Linie, so verschmelzen sie nicht zu einer Linie von 20 ⁰ Neigung, sondern erscheinen beide nebeneinander; bietet man dem einen Auge zwei Parallellinien von 1 mm, dem andren ein paar von 5 mm Distanz, so erscheinen drei Linien, indem wohl die linke des einen Paars mit der linken des andren, nicht aber beide rechte Linien verschmelzen, oder umgekehrt. Auf diese Grenzen der Verschmelzbarkeit differenter Eindrücke kommen wir alsbald zurück. Sicher lehrt der DOVE-VOLKMANNsche Versuch, daſs die Augenbewegungen nicht *conditio sine qua non* für die stereoskopische Wahrnehmung sein können; alle Versuche, BRUECKES Theorie diesen Beweisen gegenüber zu retten, sind als miſslungen zu bezeichnen. Man war daher genötigt, sich nach andern Erklärungen der stereoskopischen Erscheinungen umzusehen; und zwar sowohl nach einer mit der Identitätslehre zu vereinigenden Erklärung des Einfachsehens mit differenten Netzhautpunkten, als nach einer Theorie der damit verknüpften binokularen Tiefenwahrnehmungen. Der erste Versuch der Art ist von PANUM[1] gemacht worden; seine Erklärung des Einfachsehens mit differenten Netzhautpunkten ist jedoch, wie VOLKMANN[2] gezeigt hat, wenigstens in der Form, in welcher sie gegeben wurde, nicht haltbar, trotz des mannigfachen schätzbaren Beobachtungsmaterials, auf welchem sie fuſst. Seine Theorie der Tiefenwahrnehmung fällt von selbst mit ihrer Grundlage, der Projektionstheorie. PANUM glaubt die einheitliche Wahrnehmung solcher Konturen, welche beim Sehen mit zwei Augen auf beinahe, aber nicht ganz korrespondierende Netzhautstellen fallen, daraus erklären zu können, daſs „zu jedem empfindenden Netzhautpunkt des einen Auges ein korrespondierender Empfindungskreis, also eine Mehrheit von Punkten im andren Auge gehöre, welcher mit jenem zusammen eine einheitliche Empfindung vermittle.“ Erläutern wir diese Ansicht an einem konkreten Beispiel. Bieten wir unter dem Stereoskop dem linken Auge 2 Parallellinien von 4 mm Distanz (a und b), dem rechten 7 gleichgerichtete Parallellinien von je 1 mm Distanz (a' b' c' d' etc.), und verdecken von diesen 7 Linien im rechten Bild beliebige 5, so daſs nur 2 von 1—7 mm Distanz sichtbar bleiben, so sehen wir mit zwei Augen stets nur ein einfaches Linienpaar, gleichviel, welche 5 von den 7 Linien wir verdeckt haben. Es verschmelzen also mit $a\,b$ sowohl a' b' als a' c' oder a' g' oder irgendwelche andre Kombination. PANUMS Theorie erklärt dieses leicht zu bestätigende Versuchsergebnis folgendermaſsen. Gesetzt, wir hätten rechts die 2. bis 6. Linie verdeckt, so daſs nur a' und g' sichtbar geblieben, und richteten unsre Augen so, daſs a links und a' rechts

[1] PANUM a. a. O.
[2] VOLKMANN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 1.

die Netzhautpole schnitten, also vollkommen identische Punktreihen deckten und daher selbstverständlich einfach gesehen würden, so wird das Bild von *b* im linken Auge viel näher an die von *a* eingenommene Netzhautlinie fallen, als *g'* im rechten Auge an die entsprechende von *a'* eingenommene Punktreihe, und doch mit *a'* zu einem einfachen Eindruck verschmelzen, weil nach PANUM die von *g'* getroffenen Netzhautpunkte sämtlich noch in den Weichbildern der Empfindungskreise liegen, welche den von *b* linkerseits getroffenen Punkten zugehören. Denken wir uns die vom Netzhautpol aus nach links in horizontaler Richtung aufeinander folgenden Punkte im linken Auge mit 1 2 3 4 u. s. f., im rechten mit 1' 2' 3' 4' u. s. f. bezeichnet, so soll nach PANUM im linken Auge ein auf 1 fallender Eindruck einfach gesehen werden mit einem rechts auf 1' oder 2' oder 3' oder 4' fallenden Eindruck, aber auch ein rechts z. B. auf 4' fallender einfach mit einem links auf 1 oder 2, 3 oder 4 fallenden, oder auch mit einem auf 5, 6 oder 7 fallenden, wenn der Durchmesser des zu 4' gehörigen linken Empfindungskreises dem Abstand der Punkte 1—7 entspricht. Indem PANUM durch zahlreiche interessante Versuche nach dem Schema des angeführten Beispiels ermittelte, wie weit die Bilder von *b* und *g'* auf beiden Netzhäuten auseinanderrücken können, bis sie anfangen, eine doppelte Wahrnehmung zu bedingen, kam er zu dem Resultat, daſs ein Empfindungskreis in horizontaler Richtung den Durchmesser eines Zapfens 10—20 mal übertreffe und 17—34 mal gröſser sei, als die kleinste wahrnehmbare Distanz. Die PANUMsche Bezeichnung „Empfindungskreis" konnte bei seiner ausdrücklichen Zurückweisung jeder Einmischung psychischer Momente nicht anders als in dem von WEBER festgestellten Sinne verstanden werden, d. h. dahin, daſs irgendwelcher anatomische Konnex jedes Punkts der einen Netzhaut mit einer Anzahl zu einem Empfindungskreis gehöriger Punkte der andren Netzhaut von PANUM statuiert würde. Die Unmöglichkeit eines solchen anatomischen Konnexes ist von VOLKMANN schlagend dargethan worden. Zunächst zeigt VOLKMANN, daſs eine einfache logische Konsequenz der PANUMschen Theorie die unmögliche Annahme sein müſste, daſs alle Punkte derselben Netzhaut unter sich identisch sind. Aus dem angeführten Beispiel mit den 2 und 7 Linien erhellt, daſs nicht nur, nach der alten Lehre von den identischen Punkten, 1 des linken Auges = 1' des rechten, 2 = 2', 3 = 3', 4 = 4' u. s. f., sondern nach PANUM auch 1 = 2' und = 3' u. s. f., folglich auch 1 = 2 = 3 = 4 sein müſste u. s. f.! Ein zweiter gewichtiger Einwand VOLKMANNS liegt in der schon besprochenen Thatsache, daſs zwei nicht sich deckende Linien zu einer Linie von m i t t l e r e r Form und Lage verschmelzen. Unter identischen Punkten versteht man in der physiologischen Optik solche Punkte, welche ihre Eindrücke in dieselbe Stelle des Sehfeldes versetzen; in obigem Beispiel ist aber der scheinbare Ort der zweiten

Linie im gemeinschaftlichen Sehfeld ein sehr verschiedener, jenachdem wir rechterseits die Linien 3—7 oder 2—6, oder irgendwelche andre Kombination zudecken; die Linien *a b* und *a' b'* geben nie dieselbe Raumanschauung, wie die Linien *a b* und *a' g'*, oder *a b* und *a' d'*. Drittens führt VOLKMANN folgenden Einwand auf. Bieten wir dem linken Auge 2 Parallellinien *a* und *b* von 4 mm Distanz, dem rechten ein Paar *a'* und *b'* von 6 mm Distanz, so erscheint beiden Augen ein einfaches Paar; bringen wir nun aber rechts noch eine 3. Linie *c'* dicht bei *b'*, etwa 4—5 mm von *a'* abstehend an, so erscheinen jetzt im gemeinschaftlichen Sehfeld 3 Linien, obwohl *c'*, wie sich aus den Zahlen von selbst ergibt, rechterseits notwendig in denselben Empfindungskreis wie *b'* fällt und daher nach PANUMS Theorie ebenso wie *b'* mit *b* verschmelzen müfste, da PANUM einen Empfindungskreis die Summe von Punkten nennt, welche mit einem einfachen Punkt des andren Auges eine einheitliche Wahrnehmung bewirkt. Es verschmilzt ferner nicht ein Quadrat im linken Auge mit einem gleich grofsen Kreis im rechten Auge, obwohl jeder Punkt des Kreises nach PANUM innerhalb eines Empfindungskreises liegt, welcher zu den vom Quadrat im andren Auge eingenommenen Punkten gehört. Da aus dem ersten Beispiel mit Bestimmtheit hervorgeht, dafs niemals die Empfindungen, welche gleichzeitig von mehreren einzelnen Teilen eines und desselben PANUMschen Empfindungskreises aus erzeugt werden, zu einem Ganzen verschmelzen, so können auch die einzelnen Punkte eines solchen Kreises unmöglich anatomisch zu einem integrierenden Ganzen verknüpft sein, Empfindungskreise in PANUMS Sinne also nicht existieren. Der letzte Einwand VOLKMANNS gegen PANUM, welcher zugleich zur richtigen Erklärung des Einfachsehens mit differenten Netzhautpunkten führt, ist der von VOLKMANN gelieferte Beweis, dafs die Verschmelzung der Eindrücke von differenten Punkten keine notwendige ist, dafs „Netzhautpunkte, welche wegen der geringen Differenz ihrer Lagerung sich in der Regel wie identische verhalten, also einfache Wahrnehmung vermitteln, ausnahmsweise Doppelempfindungen vermitteln, wenn die Aufmerksamkeit der Seele auf den sinnlichen Vorgang in ungewöhnlicher Weise gesteigert wird."

Von den mannigfachen interessanten Versuchen, durch welche VOLKMANN diesen Satz beweist, wählen wir nur wenige einfache heraus. Bieten wir dem



Fig. 165. Fig. 166.

linken Auge im Stereoskop die Figur *a*, dem rechten die Figur *b*, so erscheint im gemeinschaftlichen Sehfeld eine einfache H-förmige Figur, deren senkrechte Linien eine mittlere Distanz zwischen den reellen Distanzen von *a* und *b*

. Bieten wir aber den Augen die Figuren *c* und *d*, welche sich von *a* nur dadurch unterscheiden, dafs der Querstrich in verschiedener Höhe ıd *d* liegt, so erscheint im gemeinschaftlichen Sehfeld die Figur *e*, d. h. es melzen jetzt die ungleich distanten senkrechten Linien nicht mehr, obihre Distanz genau dieselbe ist, wie in *a* und *b*, wo sie verschmelzen.

Fig. 167.

Fig. 168.

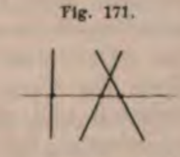
n? Nehmen wir an, dafs in beiden Versuchen beide Gesichtslinien auf die senkrechten Linien gerichtet sind, so erzeugen die rechten, da sie auf nte Netzhautstellen fallen, doppelte Eindrücke; allein die verschmilzt bei Betrachtung von *a* und *b* die doppelten icke zur Vorstellung von einer einfachen Linie, sie übersieht r übrigen Ähnlichkeit der Figuren diese Duplizität, weil sie, eich näher zu besprechen ist, sehr häufig die Erfahrung gehat, dafs doppelte Eindrücke der Art doch nur einem einreellen Objekt angehören. Anders ist es bei Betrachtung und *d*. Hier drängt sich der Seele die Wahrnehmung von rschiedenen Höhe der Querstriche auf; durch diese nicht hbare Verschiedenheit aufmerksam gemacht, ist sie gezwungen, die Verschiedenheit der rechten Parallellinien aufzufassen, ktisch vorhandenen Doppelbilder derselben zu respektieren. Ein andres sантes Beispiel ist folgendes. Betrachtet das linke Auge zwei einfache e von 4 mm Distanz, das rechte zwei ebensolche Punkte von 5 mm Distanz, ier auf derselben Geraden liegend, so erscheint im gemeinschaftlichen

Fig. 169.

Fig. 170.

l doch nur ein einfaches Punktpaar von 4,5 mm Distanz. Wenn die tslinien auf die linken Punkte beider Figuren gerichtet sind, so verlzen die Doppeleindrücke der beiden rechten Punkte zu einem einfachen Ziehen wir aber durch die vier Punkte die in den Figuren angegebenen ., d. h. durch den linken Punkt jeder Figur eine senkrechte, durch die n aber schräge Linien von entgegengesetzter ıg, so erscheint jetzt im gemeinschaftlichen Sehfeld eistehende Figur, in welcher die beiden rechten e wirklich gesondert sind. Warum? Die Seele g nicht die Verschiedenheit der beiden entgegent geneigten Linien zu übersehen, sie zu einer zu melzen, und ist dadurch auch gezwungen, die n Punkte, von denen jeder einer dieser Linien ört, gesondert zu sehen, die auch vorher bei Abwesenheit der Linien vorhandenen Doppelbilder derselben anzuerkennen. Diese und zahlreiche schöne Versuche lehren unzweideutig, dafs das Einfachsehen mit nten Netzhautpunkten keinen anatomischen Grund hat, da die einfache ıehmung durch eine zwangsmäfsige Fesselung der Aufmerksamkeit aufen werden kann.

Fig. 171.



Wie kommt nun aber die Seele dazu, doppelte Eindrücke von wenig differenten Netzhautpunkten zu verschmelzen? Ist es eine angeborene oder eine erworbene Fähigkeit? Nach VOLKMANN eine erworbene. Die Seele erwirbt diese Fähigkeit durch die tausendfältig gemachte Erfahrung, dafs die doppelte Erscheinung in Wirklichkeit von einem einfachen Objekt herrührt, „das Gewicht dieser Erfahrung erdrückt endlich die schwächere Anregung der an sich schon geschwächten, leicht der Aufmerksamkeit entgehenden Doppelbilder vollständig und stellt hiermit die Einheit der Erscheinung her.“ Kehren wir zu unserm Beispiel vom Würfel zurück. Fixieren wir dessen vordere Kante, so decken sich in den beiden oben gezeichneten Netzhautbildern desselben *B* und *A* weder die Konturen der linken, noch diejenigen der rechten Kante, erscheinen also dem Sinnesorgan doppelt und werden von der unerzogenen Seele auch als doppelt anerkannt. Nun machen wir aber auf andern Wegen, teils durch den Tastsinn, teils durch die reelle einfache Erscheinung beider Kanten bei der auf sie gelenkten Fixation, die sichere Erfahrung, dafs die Doppelbilder von einer einfachen Kante herrühren, nur zufällig doppelte Repräsentanten eines Einfachen sind. Die Seele lernt demnach gegen die trüglichen direkten Aussagen des Sinnesorgans reagieren, sie nach ihrem besseren Wissen korrigieren, daher die objektiv nicht begründeten Doppeleindrücke in der Vorstellung zusammenschmelzen, und hat sie diese Operation häufig genug im Einklang mit dieser Erfahrung vorgenommen, so wird sie ihr so geläufig, dafs sie dieselbe später unbewufst und zwangsmäfsig vornimmt, so dafs sie auch solche Doppeleindrücke verschmilzt, die objektiv als doppelte begründet sind, wenn nur die Erfahrung für eine Möglichkeit der Einheit spricht. Nur wo die Erfahrung die Vorstellung von der objektiven Einheit eines subjektiv doppelten Eindrucks unterstützt, und nur, wenn die Differenz der Netzhautpunkte, welche der doppelte Eindruck trifft, eine gewisse Gröfse nicht überschreitet, kann die Seele den Akt der Verschmelzung ausüben; sind diese beiden wesentlichen Bedingungen nicht erfüllt, oder sind, wie in obigen Beispielen, besondere der Vorstellung von der Einheit schroff widersprechende Merkmale gegeben, dann gibt die Seele gezwungen ihre Umarbeitung des sinnlichen Eindrucks auf und verleibt ihn in seiner reellen Form der Vorstellung ein. VOLKMANN hat durch sinnreiche Experimente die Grenzen, bis zu denen der Seele die Verschmelzung differenter Eindrücke möglich ist, direkt ermittelt und nachgewiesen, dafs diese Grenzen verschieden in verschiedenen Richtungen, enger in vertikaler als in horizontaler Richtung sind, und dafs diese Grenzen (PANUMS vermeintliche Empfindungskreise) durch Übung enger gemacht werden können, ein Umstand, welcher ebenfalls eine anatomische Erklärung des Einfachsehens mit differenten Netzhautpunkten unmöglich macht.

Aus den interessanten Maſsbestimmungen VOLKMANNS heben wir folgende Punkte hervor. Er bestimmte zunächst, wie groſs die Differenz des Abstandes zweier Paare von vertikalen Parallellinien, von denen jedes mit einem Auge im Stereoskop (in doppelter Gröſse) betrachtet wird, gemacht werden kann, bis die Einheit der Wahrnehmung verloren geht. Der Versuch wurde so angestellt, daſs dem linken Auge ein Linienpaar von konstantem Abstand geboten wurde, während in dem für das rechte Auge bestimmten Paar die eine Linie durch eine besondere Vorrichtung der andern beliebig genähert und wieder von ihr entfernt werden konnte. Betrug der konstante Abstand des linken Paars 5,3 mm, so konnte derjenige des rechten Paars bis auf 3,46 mm verkleinert und bis auf 7,57 mm vergröſsert werden, ohne die stereoskopische Verschmelzung beider Paare unmöglich zu machen. Die beiden Grenzdifferenzen des Abstandes betragen also — 1,84 und + 2,27 mm; nach langer Übung fand VOLKMANN diese Werte auf — 0,8 und + 1,3 mm verkleinert. Die Zahlen für die gesuchten Grenzdifferenzen wachsen mit dem zunehmenden Abstand (C) des linken Linienpaars; sie betrugen bei 1,5 mm C — 0,59 und + 1,75: bei 5,3 mm C — 1,84 und + 2,27; bei 8 mm C — 2,09 und + 2,99. Die gleichen Versuche wurden sodann mit horizontalen Parallellinien angestellt, um die vertikalen Grenzdifferenzen zu bestimmen. Letztere fand VOLKMANN bei 1,5 mm C — 0,45 und + 0,47, bei 5,3 mm C — 0,42 und + 0,75, bei 8 mm C —1,04 und + 0,71, also beträchtlich kleiner als die horizontalen Grenzdifferenzen; mit andern Worten, die Neigung, Eindrücke differenter Netzhautpunkte zu verschmelzen, ist in horizontaler Richtung viel beträchtlicher als in vertikaler, sie ist in letzterer Richtung beinahe null, wenn die differenten Punkte auf entgegengesetzten Seiten der Netzhautpole liegen. Aus der Verschiedenheit der Neigung zur Verschmelzung in horizontaler und vertikaler Richtung erklärt VOLKMANN eine Anzahl interessanter Thatsachen, z. B. daſs ein Kreis von bestimmtem Durchmesser leichter mit einer kleineren Ellipse, deren kleine Achse horizontal gerichtet ist, als mit einem kleineren Kreis verschmilzt. Weiter wies VOLKMANN nach, daſs die Neigung zur Verschmelzung nicht nur in horizontaler und vertikaler Richtung verschieden, sondern in jeder Richtung des Sehfeldes eine andre ist Die Versuchsmethode war kurz folgende. Vor jedem Auge befand sich im Stereoskop eine horizontale, um ihr Zentrum drehbare Scheibe, auf welcher ein Durchmesser als schwarze Linie gezeichnet war. Zunächst wurden beide Durchmesser vertikal gestellt und untersucht, um wieviel Grad der rechte gedreht werden konnte, ehe die Verschmelzung mit dem linken vertikal gebliebenen zu einer einfachen Linie von mittlerer Lage unmöglich wurde; sodann wurden beide Durchmesser um einige Grad nach einer Seite gedreht und dieselben Versuche wiederholt, dann bei einer noch gröſseren Ablenkung der Durchmesser aus der vertikalen Richtung abermals die Grenzneigungsdifferenz bestimmt u. s. f. für alle Grade der Ablenkung. Es ergab sich, daſs die Neigung zur Verschmelzung differenter Meridiane um so beträchtlicher ist, je weniger die Meridiane von der senkrechten Richtung abweichen, am geringsten bei horizontalen Meridianen. Eine entsprechende Versuchsreihe mit Parallellinien von verschiedener Neigung führte zu demselben Ergebnis; je mehr die Parallellinien geneigt waren, desto kleiner waren die Grenzdifferenzen des Abstandes beider Paare, bei welchen die Verschmelzung aufhörte.

Gegen die „psychische“ Erklärung VOLKMANNS, mit welcher auch BURCKHARDT übereinstimmt, hat HERING[1] Einspruch erhoben, und eine „physiologische“ Auffassung an die Stelle gesetzt, welche sich eng an die PANUMsche anschlieſst, nur daſs HERING selbstverständlich nicht von anatomischen Empfindungskreisen der einen

[1] E. HERING, *Beiträge z. Physiol.* 5. Heft. 1864, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1865. p. 79 u. 152.

Netzhaut, die zu jedem Punkt der andren gehören, sondern von funktionellen spricht und behauptet, auch PANUM habe solche im Sinne gehabt. Im Grunde ist die Differenz der HERINGschen und der VOLKMANNschen Ansicht nicht allzu erheblich. HERING glaubt, daſs das Einfachsehen mit differenten Netzhautstellen innerhalb der empirisch festgestellten Grenzen nicht auf einem erlernten Verschmelzen ursprünglicher Doppelbilder beruhe, sondern ein ganz primitiver Vorgang sei. Er bezeichnet mit dem Namen Doppelbilder die einfach gesehenen Eindrücke differenter Netzhautstellen und unterscheidet davon unter dem Namen Trugbilder die gesonderten Einzelbilder, in welche ein Doppelbild bei faktisch doppelter Wahrnehmung aufgelöst wird. HERING räsonniert folgendermaſsen. Da überhaupt in allen Sinnesgebieten zwei Empfindungen um so schwieriger voneinander unterschieden werden, je ähnlicher sie einander sind, so werden auch zwei Lichtempfindungen um so schwieriger gesondert werden, je ähnlicher sie sich in der Farbe oder räumlich sind. Da nun zwei auf wenig differente Punkte beider Netzhäute fallende Eindrücke in letzterer Beziehung einander sehr ähnlich sind, d. h. von sehr wenig verschiedenen Lokalzeichen oder nach HERING von sehr wenig verschiedenen Raumgefühlen begleitet werden, so können sie von Geburt an nicht unterschieden werden; erst durch Übung wird die Auffassung jener geringen Differenzen, mithin die Auflösung des Doppelbildes in seine zwei Trugbilder möglich. Es ist also nach HERING nicht das Verschmelzen der Trugbilder zu einem einheitlichen Doppelbild, sondern im Gegenteil das Doppeltsehen der Doppelbilder „psychisch" zu erklären. Es bleibt trotzdem der wesentliche Unterschied zwischen dem primitiven Einfachsehen mit differenten Netzhautstellen und dem Einfachsehen mit identischen Stellen, nämlich daſs letzteres zwangsmäſsig und unveräuſserlich ist, ersteres dagegen nur auf dem Ausbleiben einer möglichen und wirklich erlernbaren Sonderung beruht. Die von VOLKMANN angewendeten Mittel, welche die Auflösung eines Doppelbildes in seine Trugbilder herbeiführen, beruhen sämtlich auf einer Erhöhung der Differenz, mithin Erleichterung der Unterscheidung beider Bilder. Vielleicht liegt die Wahrheit in der Mitte zwischen der VOLKMANNschen und HERINGschen Ansicht, d. h. Doppelbilder von sehr geringer Differenz werden von Geburt an nicht unterschieden und überhaupt nur durch groſse Übung scheiden gelernt; Doppelbilder dagegen von gröſserer Differenz machen beim primitiven Sehen ihre Differenz geltend, erscheinen daher doppelt, werden aber im Verlauf der Erziehung des Gesichtssinns durch die von VOLKMANN richtig bezeichneten Erfahrungseinflüsse zur Verschmelzung gebracht, so daſs nach vollendeter Erziehung erst wieder durch Übung ihre Auflösung erlernt werden muſs. Welche Anschauung die richtige ist, läſst sich wegen der Unmöglichkeit direkter Studien über die primitiven Gesichtswahrnehmungen nicht angeben. Wie die Entscheidung

auch ausfallen möge, beide Erklärungen der trotz der Differenz der Netzhautbilder stattfindenden einfachen Wahrnehmung körperlicher Objekte beim Binokularsehen sind vollkommen befriedigend und mit der wohlbegründeten Lehre von der Identität der Netzhäute in Einklang.

Weit schwieriger ist es, die definitiv widerlegte Brueckesche Erklärung der binokularen Tiefenwahrnehmungen durch eine andre erschöpfende und haltbare Theorie zu ersetzen. Panums Versuch einer solchen Theorie ist in so weit verfehlt, als er auf die irrige Projektionslehre basiert ist; verwertbar und, wie wir sehen werden, von Hering auch wirklich verwertet ist sein Gedanke, daſs die Ausarbeitung des binokularen Sehraums nach der Dimension der Tiefe das Resultat einer angeborenen spezifischen Sinnesenergie sei, unabhängig von dem Eingreifen psychischer Thätigkeiten, nicht erworben auf dem Erfahrungswege. Volkmann dagegen hat zwar eine eigentliche Erklärung der binokularen Tiefenwahrnehmungen nicht gegeben, hält sie aber für etwas Erworbenes, wie die monokularen. Er bezeichnet es als undenkbar, daſs die Tiefenunterscheidung, also das Unterscheiden des Nahen und Fernen, einem Individuum zukomme, welches den Gegensatz des empfindenden Subjekts zum empfindungbedingenden Objekt noch nicht kenne, da eine Wahrnehmung der Tiefe ohne ein Nachauſsensetzen des Empfundenen nicht möglich sei. Das ist nicht beweisend; denn es bleibt eine primitive Tiefenwahrnehmung in dem Sinne denkbar, daſs wir vor der Erkenntnis jenes Gegensatzes zwar nicht erkennen, was näher oder ferner von unserm Ich ist, wohl aber was vor oder hinter dem Fixationspunkt liegt, daſs wir also von Geburt an die Gesichtseindrücke ebenso gut vor- und hintereinander zu ordnen befähigt oder vielmehr gezwungen wären, als wir sie richtig nach den Dimensionen der Höhe und Breite ordnen, ohne doch ihre Richtung zu unserm Ich wahrzunehmen. Sind die binokularen Tiefenanschauungen erworben, so müssen notwendig die Momente, auf denen sie beruhen, und der Erfahrungsweg, auf dem sie erlernt sind, wesentlich andre als für die monokularen Tiefenanschauungen sein, weil erstere auch da noch evident auftreten, wo alle früher bezeichneten Anhaltepunkte für letztere fehlen oder absichtlich beseitigt sind. Welches aber die gesuchten Momente sind, ist schwer zu ergründen; was man bisher als solche bezeichnet hat, reicht zur Ausarbeitung einer erschöpfenden widerspruchsfreien Theorie nicht aus. Volkmann meinte, daſs der innige Zusammenhang zwischen der stereoskopischen Verschmelzung nichtidentischer Bilder beider Netzhäute einerseits und der Tiefenanschauung anderseits auf eine Gemeinsamkeit der Bedingungen beider hinweise, d. h. also, daſs wir gleichzeitig lernen, auf Grund der Erfahrungen von der objektiven Einfachheit eines vor oder hinter dem Fixationspunkt gelegenen Objektpunkts seine Doppelbilder zu einem zu ver-

schmelzen und diese Punkte, welche so und so beschaffene verschmelzbare Doppelbilder liefern, dem erprobten objektiven Verhalten entsprechend auch vor und hinter dem Fixationspunkt zu lokalisieren. Wennschon nun aber ein inniger Zusammenhang zwischen stereoskopischem und Tiefensehen von Niemand in Abrede gestellt werden, überdies eindringlich genug durch die Thatsache demonstriert wird, daſs zwei identische Zeichnungen bei Betrachtung unter dem Stereoskop stereoskopischen Effekt geben, so beweist das immer noch nicht die Gemeinsamkeit der für beide Wahrnehmungskategorien erforderlichen Bedingungen, und zwar um so weniger, als derselben sogar ein thatsächliches Bedenken in der richtigen namentlich von Panum hervorgehobenen Beobachtung gegenübersteht, nach welcher das Verschmelzen von Doppelbildern durchaus keine unerläſsliche Voraussetzung für die binokulare Tiefenanschauung bildet, letztere auch zustande kommt, wenn z. B. ein vor oder hinter dem Fixationspunkt liegender Objektpunkt sei es infolge allzu groſser Differenz der percipierenden Netzhautelemente sei es infolge einer besonderen Anstrengung unsrer Aufmerksamkeit in getrennten Trugbildern erscheint. Es ist unleugbar, daſs, wenn wir von drei hintereinander in der Medianebene gelegenen Punkten den mittleren fixieren und der vordere ebenso wie der hintere mithin je zwei getrennte Bilder geben, die gekreuzten Doppelbilder des vorderen Objektpunktes für näher, die ungekreuzten des hinteren für ferner als der Fixationspunkt geschätzt und zwar mehr oder weniger genau in der wahren Entfernung des zugehörigen Objektpunkts gesehen werden, durchaus aber nicht, wie die Anhänger der Projektionstheorie meistens behauptet haben, in gleicher Entfernung wie der Fixationspunkt in einer durch diesen senkrecht zur Medianlinie gelegten Ebene. Welche Momente der Seele zur Erlernung dieser richtigen Tiefenlokalisation der Doppelbilder verhelfen könnten, haben die Vertreter des erworbenen Tiefensehens stets auf sich beruhen lassen. Was soll aber ohne absichtlich angestellte Monokularversuche die Unterscheidung der gekreuzten von den ungekreuzten Doppelbildern und daraufhin bei Ausschluſs aller nachweisbaren Erfahrungsmomente die entgegengesetzte Lokalisation beider vermitteln? Kurz, es ist vorläufig nicht möglich alle die Schwierigkeiten zu besiegen, welche sich der Erklärung der spezifischen binokularen Tiefenwahrnehmung als einer erworbenen Fähigkeit entgegenstellen, und daher begreiflich, daſs Hering auch hier versucht hat, die „psychische" Theorie durch eine „physiologische" zu verdrängen, d. h. eine primitive, in angeborenen Einrichtungen des Sinnesorgans begründete Tiefenwahrnehmung zu statuieren und dieselbe in gleicher Weise auf ein System von „Raumgefühlen" zurückzuführen, wie die primitive Lokalisation der Eindrücke nach den Dimensionen der Höhe und Breite. Auch hier müssen wir einerseits anerkennen, daſs Hering mit groſsem Scharfsinn alle thatsächlichen Verhältnisse in plausibler Weise seiner Theorie untergeordnet hat, können aber anderseits nicht ver-

hehlen, daſs die Hypothese, auf welcher die Theorie ruht, eben nur eine den Thatsachen zuliebe gemachte Annahme, eine Umschreibung des Grundrätsels ist, für welches auch HERING keine Erklärung zu geben vermag. Die Grundzüge der HERINGschen Theorie sind folgende.

Das gemischte Raumgefühl, welches nach HERING jeder Punkt jeder Netzhaut bei seiner Erregung neben der Lichtempfindung im Sensorium auslöst, enthält als dritte Komponente neben den bereits besprochenen Höhen- und Breitengefühlen auch ein „Tiefengefühl", welches unmittelbar ohne jede psychische Operation dem betreffenden Eindruck einen bestimmten Ort im Sehfeld, d. h. auf der durch das Höhen- und Breitengefühl gegebenen Sehrichtung eine bestimmte Entfernung anweist. Da beim primitiven Sehen von einer Beziehung der räumlichen Lagerung der Sehdinge zum empfindenden Ich keine Rede sein kann, so besteht auch die primitive Tiefenlokalisation nur in einer Ortsanweisung vor oder hinter dem Fixationspunkt, dem Kernpunkt aller ursprünglichen räumlichen Beziehungen. Jedem Netzhautpunkt kommt vermöge des bestimmten von ihm erweckten Tiefengefühls ein bestimmter Tiefenwert zu; der Tiefenwert des Netzhautpols und aller Punkte der vertikalen Trennungslinie ist null. Dieselbe trennt jede Netzhaut in zwei Hälften, deren Tiefenwerte entgegengesetzte Vorzeichen haben, nämlich eine innere Hälfte, deren sämtliche Punkte einen positiven Tiefenwert besitzen, d. h. ihre Eindrücke hinter dem Fixationspunkt lokalisieren, und eine äuſsere Hälfte, deren sämtliche Punkte einen negativen Tiefenwert oder Nahewert besitzen, d. h. ihre Eindrücke vor dem Fixationspunkt lokalisieren. Die Tiefenwerte der einzelnen Punkte jeder Hälfte bilden ein analog gegliedertes System wie die Höhen- und Breitenwerte, es nimmt die Gröſse der positiven wie der negativen Tiefenwerte mit dem Abstand des Längsschnitts, welchem ein bestimmter Netzhautpunkt angehört, von der vertikalen Trennungslinie zu. Je weiter z. B. ein Punkt der horizontalen Trennungslinie vom Netzhautpol nach der Nasenseite zu entfernt ist, desto weiter setzt er seine Eindrücke hinter den Fixationspunkt, je weiter er nach der Auſsenseite absteht, desto weiter lokalisiert er sie vor demselben. Hieraus geht hervor, daſs die relative Anordnung der Tiefenwerte auf beiden Netzhäuten nach HERING eine andre ist, als die der Höhen- und Breitenwerte; während letztere gleichsinnig verteilt sind, so daſs, wenn beide Netzhäute übereinander geschoben werden, Punkte von identischen Höhen- und Breitenwerten sich decken, sind die Tiefenwerte symmetrisch oder gegensinnig verteilt, so daſs Deckpunkte zwar gleich groſse Tiefenwerte, aber von entgegengesetzten Vorzeichen besitzen. Identische Punkte, welche nach der oben gegebenen Definition zwangsmäſsig einfach sehen, sind also HERINGS Anschauung zufolge nicht vollkommen identisch, sie haben nur identische Höhen- und Breiten-

werte, sehen daher ihre Eindrücke zwangsmäßsig in derselben Richtung, haben aber entgegengesetzte Tiefenwerte, sehen also ihre Eindrücke ursprünglich auf gleicher Richtung hintereinander, der eine vor, der andre ebenso weit hinter dem Fixationspunkt. Sind die beiden Eindrücke auf zwei identischen Punkten vollkommen gleich, so heben sich die beiden entgegengesetzten gleichgroſsen Tiefenwerte zu null auf, d. h. der einfach gesehene Eindruck erscheint in gleicher Tiefe wie der Fixationspunkt, in einer durch den scheinbaren Ort des letzteren gehenden senkrecht zur Visierebene stehenden Ebene, welche HERING als die „Kernfläche des Sehraums" bezeichnet. Alle auf identischen Netzhautpunkten sich abbildenden Objektpunkte d. h. also alle dem Horopter angehörigen Auſsenpunkte erscheinen daher ursprünglich in dieser Kernfläche des Sehraums, und erscheinen, wie HERING durch zahlreiche Experimente konstatiert hat, auch bei erzogenem Gesichtssinn darin, sobald alle Motive der erworbenen Tiefenanschauungen sorgfältig ausgeschlossen werden. Es zeigt sich dies bei der schon erwähnten Thatsache, daſs zwei vollkommen kongruente Zeichnungen, unter dem Stereoskop betrachtet, keinen stereoskopischen Effekt machen, aus der Fläche des Papiers nicht heraustreten. Gehört ein Objektpunkt dem Längshoropter an, d. h. bildet er sich auf identischen Längsschnitten beider Netzhäute ab, aber nicht (sofern er nicht zugleich im Totalhoropter liegt) auf identischen Querschnitten, so erscheint er doppelt, wird aber, wenn die Differenz der Querschnitte, denen seine Bilder angehören, nicht zu beträchtlich ist, den vorstehenden Erörterungen zufolge einfach gesehen, und zwar wiederum in der Kernfläche des Sehraums, da die entgegengesetzten gleichgroſsen Tiefenwerte der identischen Längsschnitte sich zu null ausgleichen. Jede einem Längshoropter angehörige unbegrenzte gerade Linie erscheint selbstverständlich einfach und wiederum in der Kernfläche des Sehraums. Ebenso verhält es sich mit einer unbegrenzten Geraden, die in irgend einem andren der zahllosen Partialhoropteren, z. B. dem Meridianhoropter, liegt, d. h. sich auf identischen Meridianen abbildet. Ist der Meridianhoropter z. B. ein Kegel, so erscheint ein System von Linien, welche im Fixationspunkt sich kreuzen, als ebener Stern, sobald sie in dieser Kegelfläche verlaufen, wie bereits v. RECKLINGHAUSEN[1] nachgewiesen hat.

Von den HERINGschen Versuchen zur Demonstration des Lehrsatzes, daſs alle Punkte des Totalhoropters und Längshoropters und alle in irgend einem Partialhoropter gelegenen unbegrenzten Geraden ursprünglich in der Kernfläche des Sehraums erscheinen, heben wir folgende hervor. Schaut man bei horizontaler Blickebene binokular durch eine kurze Röhre nach einer gleichfarbigen Wand, läſst von einem Gehilfen einen feinen geraden Draht, dessen Mitte man fest fixiert, in der Medianebene so lange drehen, bis er dem Beobachter senkrecht zu stehen scheint, so zeigt es sich, daſs er in der Richtung und dem Grade geneigt ist, wie der Längshoropter der vorhandenen Augenstellung.

[1] V. RECKLINGHAUSEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1859. Bd. V. Abth. 2. p. 125.

Oder bringt man eine Reihe feiner senkrechter Drähte in einer halben Cylinderfläche an, stellt sie senkrecht zur Blickebene (bei symmetrischer Konvergenz und horizontaler Visierebene), fixiert den in der Medianebene verlaufenden Draht und nähert das System den Augen, so wird die Cylinderfläche scheinbar flacher und flacher, bis sie zur Ebene wird, wenn das ganze System im Längshoropter liegt. Ebenso scheint unter gleichen Umständen ein in einer Kreislinie angeordnetes System feiner Kügelchen, von denen man das in der Medianebene befindliche fixiert, eine gerade Linie zu bilden, sobald es im MUELLERschen Horopterkreis liegt.

Die HERINGsche Theorie der binokularen Tiefenwahrnehmung verleiht dem Horopter und ganz besonders dem Längshoropter eine hohe praktische Bedeutung, da ihr zufolge alle dem Horopter angehörigen Punkte der unmittelbaren richtigen Lokalisation nach der Dimension der Tiefe entzogen sind, die zwangsmäfsige Einlagerung in die ebene Kernfläche des Sehraums nur durch die trügerischen Erfahrungsmotive des Körperlichsehens aufgehoben werden kann. Diese Wichtigkeit des Horopters erhellt am besten aus folgendem. Nach HELMHOLTZ ist unter den oben besprochenen Bedingungen die ebene Fufsbodenfläche Totalhoropter; wäre dies richtig, so würde aus HERINGS Theorie folgen, dafs der Fufsboden bei Ausschlufs aller erworbenen Motive des Tiefsehens als eine zur Blickebene senkrechte ferne Ebene erscheinen müfste, während HELMHOLTZ im Gegenteil der in Rede stehenden Horopterform darum eine hohe praktische Wichtigkeit zuspricht, weil nach seiner Ansicht alles im Horopter liegende am richtigsten, d. h. der Wirklichkeit am entsprechendsten lokalisiert werden soll. Die Gründe, welche HELMHOLTZ für diese Ansicht geltend gemacht hat, sind nicht stichhaltig, abgesehen davon, dafs jene Gestalt des Horopters nur bei den wenigsten Augen möglich sein dürfte.

HELMHOLTZ führt zum Beweise, dafs die Raumanschauung und insbesondere auch die Tiefenlokalisation ihre gröfste Genauigkeit für die im Horopter gelegenen Punkte erreiche, die bekannte Thatsache an, dafs eine Landschaft, welche bei gewöhnlicher Haltung des Kopfes eindringlich nach der Dimension der Tiefe ausgearbeitet erscheint, ein mehr flächenhaftes Ansehen erhält, und dafs ihr Relief viel weniger deutlich unterschieden wird, sobald man sie mit seitwärts geneigtem Kopfe oder mit nach unten gekehrtem Kopfe zwischen den Beinen hindurch betrachtet, wohingegen die Farben der ferneren Gegenstände viel auffälliger hervortreten. Diese Veränderung betrachtet HELMHOLTZ als Folge davon, dafs die vor uns hingestreckte Bodenfläche, welche bei gewöhnlicher Haltung des Kopfes und Fernstellung der Augen im Horopter liegt, bei der ungewöhnlichen in jenen andern beiden Fällen aus dem Horopter herauskommt. Das deutlichere Hervortreten der Farben erklärt er daraus, dafs die Farben, welche die Luftperspektive fernen Gegenständen gibt, dem durch Erfahrung geübten Auge als Zubehör der Ferne erscheinen und uns deshalb an Gegenständen, die wir als fern erkennen, nicht auffallen, der Wahrnehmung sich aber sofort rein aufdrängen, wenn uns die fernen Gegenstände scheinbar näher rücken. HERING wendet gegen diese Erklärung, abgesehen von seinem im Text erörterten Einspruch gegen die HELMHOLTZsche Gestalt des Horopters und von seiner gegenteiligen Behauptung, dafs alles im Horopter gelegene am wenigsten richtig nach der Dimension der Tiefe lokalisiert werde, besonders die Thatsache ein, dafs die fragliche Veränderung des Aussehens der Landschaft auch beim Sehen mit nur

einem Auge in gleicher Weise eintritt; er führt dieselbe darauf zurück, dafs wir überhaupt viel geneigter und infolge der langen Gewohnheit, horizontale Flächen von oben herab zu betrachten, geübter sind, das auf der Netzhaut tiefer gelegene ferner, das höher gelegene näher zu sehen. Dafs wir das Relief einer Fläche feiner unterscheiden, wenn sie im Horopter liegt, gibt HERING zu, leugnet aber, dafs damit notwendig eine richtige Tiefenlokalisation verbunden sei.

Die unmittelbare Tiefenlokalisation tritt nach HERING nur bei aufserhalb des Horopters gelegenen Teilen des Sehraums ein, alle aufserhalb des Längshoropters gelegenen Punkte und alle nicht in einem Partialhoropter verlaufenden unbegrenzten Geraden müssen seiner Theorie zufolge aufserhalb der Kernfläche des Sehraums, vor oder hinter derselben erscheinen. Trifft das Bild eines Punkts auf differente Längsschnitte beider Netzhäute, so sehen wir denselben entweder doppelt oder, wenn die Differenz der Netzhautschnitte nicht zu grofs ist, einfach. Im letzteren Falle hat also ein Verschmelzungsprozefs zweier Bilder zu einem einzigen stattgefunden oder, um uns einer sehr zweckmäfsigen, von HELMHOLTZ eingeführten Redeweise zu bedienen, es ist aus der Verschmelzung zweier Halbbilder ein Ganzbild hervorgegangen. Jedem der Halbbilder haben wir aber nach HERING einen verschiedenen Tiefenwert zuzuschreiben, dem Ganzbilde demnach einen solchen, welcher dem arithmetischen Mittel der beiden einzelnen Tiefenwerte entspricht. Der neu gewonnene Wert kann unter den hier vorausgesetzten Umständen niemals null sein, sondern mufs stets eine bestimmte negative und positive Gröfse haben, welche dem Ganzbilde eine bestimmte Entfernung vor oder hinter der Kernfläche des Sehraums anweist. Je beträchtlicher die Differenz der Längsschnitte ist, denen die beiden Halbbilder angehören, desto beträchtlicher ist der Fern- oder Nahewert, welchen das Ganzbild erhält. Die Qualität des mittleren Tiefenwertes, d. i. sein Vorzeichen, läfst sich aus der Theorie unschwer ableiten, wie folgende Beispiele darthun. Der Einfachheit wegen beschränken wir uns auf die Betrachtung der Tiefenlokalisation solcher Punkte, welche dem Querhoropter angehören, also sich auf identischen Querschnitten abbilden. Nehmen wir an, die horizontalen Trennungslinien liegen in der Blickebene bei Fixation eines nahen in der Medianlinie befindlichen Punkts, so erscheint ein vor dem Fixationspunkt in der Medianlinie gelegener Punkt in gekreuzten, ein hinter ihm gelegener in ungekreuzten Doppelbildern, wie es die Lage der jedem der Punkte zugehörigen Halbbilder auf der Retina erheischt. Werden die von den Halbbildern ausgelösten Empfindungen in der Wahrnehmung zu einem Ganzbilde vereinigt, was beim gewöhnlichen Sehen innerhalb gewisser Grenzen möglich ist, so ist in bezug auf die damit verbundene Verschmelzung der Tiefengefühle zu beachten, dafs die Halbbilder jedes Punkts auf symmetrischen Hälften der beiden Netzhäute liegen, die des vorderen auf den äufseren, die

des hinteren auf den inneren Hälften und zwar in beiden Fällen gleich weit von den vertikalen Trennungslinien entfernt. Jedes Halbbild des vorderen Punkts erhält daher denselben negativen, jedes Halbbild des hinteren Punkts denselben positiven Fernwert; der mittlere Fernwert, welcher dem Ganzbilde zukommt, muſs somit demjenigen der Halbbilder an Gröſse genau entsprechen; das Ganzbild des vorderen Punkts erscheint daher in bestimmter Entfernung vor, dasjenige des hinteren in bestimmter Entfernung hinter dem Fixationspunkt, um so weiter, je gröſser der Abstand der Längsschnitte, denen die Halbbilder angehören, von der vertikalen Trennungslinie, je gröſser also deren positiver oder negativer Tiefenwert ist. Liegen die beiden Punkte nicht in der Medianlinie, sondern etwas seitlich davon, aber innerhalb des von den Gesichtslinien eingeschlossenen Teiles der Visierebene, so liegen die Halbbilder zwar noch auf symmetrischen Netzhauthälften, aber ungleich weit von den vertikalen Trennungslinien; sie erhalten deshalb zwar immer noch Tiefenwerte von gleichem Vorzeichen, aber von verschiedener Gröſse. Der mittlere Tiefenwert der Ganzbilder ist folglich etwas gröſser als der Tiefenwert des einen der ihnen zugehörigen Halbbilder, etwas kleiner als der des andren, und muſs um so beträchtlicher ausfallen, je erheblicher die Differenz der Längsschnitte ist. Liegt ein Auſsenpunkt auſserhalb des von den Gesichtslinien eingeschlossenen Teils der Blickebene, so treffen seine Halbbilder auf korrespondierende Hälften beider Netzhäute, erhalten daher Tiefenwerte von entgegengesetztem Vorzeichen und ungleicher Gröſse. Der Tiefenwert des Ganzbildes entspricht auch hier dem arithmetischen Mittel aus der Summe der Tiefenwerte beider Halbbilder: er ist positiv, wenn die betrachteten Punkte vor, negativ, wenn sie hinter dem Fixationspunkte gelegen sind, und hängt seiner Gröſse nach wiederum von der Differenz der Längsschnitte ab, welche von den Halbbildern eingenommen werden.

Das von Hering aus seiner Theorie abgeleitete Gesetz der Tiefenlokalisation der Ganzbilder ist von ihm selbst durch zahlreiche Versuche erläutert worden und läſst sich auch aus dem bekannten Verhalten stereoskopischer Bilder ableiten. Wir wählen nur wenige evidente Beispiele aus. Bietet man unter dem Stereoskop dem linken Auge ein Paar vertikaler Parallellinien von bestimmter Distanz, dem rechten ein solches von etwas gröſserer Distanz, wie in Fig. 161, p. 603, so erscheint, wie erörtert wurde, ein einfaches Linienpaar, aber von mittlerer Distanz (mittlerem Breitenwert), indem bei Fixation der linken Linien beider Paare die auf differente Längsschnitte fallenden rechten Linien verschmelzen oder als nicht aufgelöstes Ganzbild erscheinen. In diesem Fall erscheint die fixierte linke Linie in der Ebene des Papiers, die verschmolzene rechte dagegen deutlich hinter der Papierfläche, um so weiter, je gröſser die Differenz des Abstandes der Linien in beiden Paaren ist. Warum? Die beiden linken Linien bilden sich auf den vertikalen Trennungslinien ab, erhalten beiderseits den Tiefenwert null, erscheinen demnach in der Kernfläche; die beiden rechten bilden sich auf differenten Längsschnitten korrespondierender Netzhauthälften, der äuſseren linken und der inneren rechten Netzhauthälfte, ab, erhalten also entgegengesetzte ungleichgroſse Tiefenwerte, im linken Auge

einen Nahewert, im rechten einen gröfseren Fernwert, weil das rechte Bild weiter von der vertikalen Trennungslinie absteht. Das arithmetische Mittel dieser ungleichen Tiefenwerte ist demnach ein Fernwert von bestimmter Gröfse. Bietet man dem einen Auge ein Punktpaar von bestimmter horizontaler Distanz, dem andren ein solches von gröfserer oder kleinerer Distanz, so schwebt aus denselben Gründen im stereoskopischen Sammelbild stets der eine Punkt hinter oder vor dem andren; verbindet man jedes Punktpaar durch eine horizontale Linie, so erscheint dieselbe aus der Papierfläche nach der einen Seite schräg nach vorn oder hinten herausgeneigt. Bietet man den beiden Augen zwei Kreise von etwas verschiedenem Halbmesser, so verschmelzen sie zu einem einfachen Kreis von mittlerem Halbmesser, welcher indessen aus der Papierfläche um seinen von oben nach unten gehenden Durchmesser als Achse herausgedreht erscheint (Panum), d. h. die Ganzbilder des obersten und untersten Punkts der Kreisperipherie erscheinen, als identischen Längsschnitten (den vertikalen Trennungslinien) angehörig, in der Kernfläche des Sehraums; die Ganzbilder der seitlichen Punkte der Peripherie erhalten, als differenten Längsschnitten angehörig, positive und negative Tiefenwerte, die gröfsten die des äufsersten rechten und linken Punkts, für welche die Differenz der Längsschnitte am beträchtlichsten ist. Zwei symmetrisch gegen die vertikale Linie geneigte Linien verschmelzen zu einer einfachen vertikalen aus der Fixierebene scheinbar gegen das Auge aufsteigenden Linie, weil die Differenz der Längsschnitte, denen die Ganzbilder der aufeinander folgenden Punkte der Linien angehören, stetig wächst u. s. f.

Bisher ist immer nur von den verschmolzenen, einfach wahrgenommenen Doppelbildern die Rede gewesen; es fragt sich, wie sich die einzelnen Trugbilder, wenn sie gesondert wahrgenommen werden, in betreff der Tiefenlokalisation verhalten. Wir haben bereits den früher allgemein verbreiteten Irrtum zurückgewiesen, nach welchem sie stets auf einer durch den Fixationspunkt gehenden Fläche erscheinen sollten. Fixiert man von drei in der Medianlinie hintereinander gelegenen Punkten den mittleren, so ist es mit Leichtigkeit zu konstatieren, dafs die Trugbilder des vorderen Punkts näher, die des hinteren ferner als der Fixationspunkt erscheinen. Hering hat wiederum aus seiner Theorie genaue, experimentell durchweg bewährt gefundene Bestimmungen des Orts der Trugbilder abgeleitet. Beseitigt man möglichst alle Motive des erworbenen Tiefensehens, welche die Lokalisation der Trugbilder ebenso beeinflussen, wie die der verschmolzenen Doppelbilder oder der Horopterpunkte, so nehmen jene Bilder im allgemeinen den Ort im Sehfeld ein, welcher ihnen nach den Tiefenwerten der Netzhautpunkte, welchen sie angehören, zukommt. Allein es wird ihre richtige Tiefenlokalisation nach Hering weit mehr als die der Doppelbilder durch den Wettstreit der Sehfelder gestört; sie bleiben nicht vollständig Sieger, sondern werden mehr oder weniger von den Eindrücken der korrespondierenden Punkte der andren Netzhaut überwältigt und folglich durch die Ausgleichung ihrer Tiefenwerte mit den entgegengesetzten ihrer Gegner mehr oder weniger in die Kernfläche des Sehraums zurückgedrängt, oder sogar, wenn die Gegner siegen, auf die entgegengesetzte Seite desselben verlegt, während gleichzeitig ihre Deutlichkeit durch die Vermischung mit dem qualitativ verschiedenen Gegen-

eindruck leidet. HERING erklärt daraus die Thatsache, dafs der stereoskopische Effekt mehr und mehr sich abschwächt, je mehr man durch Übung die Auflösung der Doppelbilder in ihre Einzelbilder erlerne. Die speziellen Tiefenwerte, welche in den verschiedenen möglichen Fällen der Theorie nach erhalten werden müssen, sind leicht aus letzterer abzuleiten. Gekreuzte doppelseitige Trugbilder erhalten infolge ihrer Entstehung auf den beiden äufseren Netzhauthälften Nahewerte, erscheinen also vor der Kernfläche, ungekreuzte doppelseitige Trugbilder hinter derselben, da sie den beiden inneren Netzhauthälften angehören. Einseitige Doppelbilder müssen, da sie korrespondierenden Netzhauthälften angehören, eines vor, das andre hinter der Kernfläche gesehen werden.

Die experimentelle Bestätigung der von der Theorie geforderten entgegengesetzten Tiefenlokalisation der monokularen Halbbilder gelingt nach HERING zwar nicht leicht, aber immerhin in befriedigender Weise nach folgendem Verfahren. Hält man eine Stecknadel nahe vor das Gesicht und fixiert sie bei symmetrischer Konvergenzstellung, hält ferner einen feinen schwarzen Draht ein wenig nach links von der linken Blicklinie, aber näher als die fixierte Stecknadel, so sieht man, wenn man ganz genau fixiert, das dem linken Auge angehörige Halbbild alsbald hinter die fixierte Nadel zurücktreten, während das dem rechten angehörige seinen Platz vor derselben beibehält. Die geringsten Blickschwankungen oder störende Einwirkungen des Wettstreits auf das erstere Halbbild lassen es jedoch auch leicht vor der Kernfläche erscheinen. Da der Versuch, wenn man den Vorschriften HERINGS strenge Folge leistet, thatsächlich den Forderungen der Theorie gemäfs gelingt, so ist nicht leicht zu verstehen, wenn wir von HELMHOLTZ[1] hören, dafs er ihm konstant mifsglücke und zwar konstant gegen die Theorie ausfalle.

So weit die HERINGsche Theorie. Ihre hohe Bedeutung als richtiger alle Thatsachen umfassender Ausdruck des Gesetzes der binokularen Tiefenlokalisation leuchtet von selbst ein. Dieses Verdienst HERINGS wird nicht geschmälert durch die Bedenken, welche gegen die ihr zu Grunde liegende Hypothese sich erheben lassen, und die Rätsel, welche sie selbst mit sich bringt. Den Bedenken, welche wir gegen dieselbe hegen, haben wir schon bei einer andren Gelegenheit (p. 612) Ausdruck verliehen. Mit HELMHOLTZ und FUNKE[2] eine ihrer erheblichsten Schwierigkeiten darin zu finden, dafs sie durch einfache Nervenerregung ohne vorausgegangene Erfahrung eine fertige Raumvorstellung zustande kommen läfst, vermögen wir nicht. Und diesem Einwande werden auch alle diejenigen keine Berechtigung zuerkennen dürfen, welche von der Schärfe des KANTschen Beweises durchdrungen den Raum lediglich als eine uns *a priori* inwohnende, von aller Erfahrung unabhängige Anschauungsform aufzufassen gelernt haben (vgl. o. p. 550). Im übrigen ist dem gesagten nur hinzuzufügen, dafs HERING selbst die

---

[1] HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. Leipzig 1867. p. 815.

[2] HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. Leipzig 1867. p. 812. — FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. 1866. Bd. II. p. 487.

Notwendigkeit und vorläufige Unmöglichkeit einer näheren Erklärung seiner hypothetischen Raumgefühle und Raumwerte der Netzhautteile keineswegs verkannt hat.

DIE ENTOPTISCHEN GESICHTSWAHRNEHMUNGEN.

§ 134.

Man bezeichnet mit diesem Ausdruck eine Anzahl unter sich sehr differenter Gesichtserscheinungen, welche das gemein haben, daſs ihre objektiven Ursachen innerhalb des dioptrischen Apparats, oder selbst innerhalb der Retina vor deren Perceptionselementen liegen. Die Mehrzahl der in Rede stehenden Phänomene sind Schattenfiguren, insofern sie dadurch zustande kommen, daſs irgendwelche Formelemente, innerhalb des Auges auf dem Wege der von auſsen kommenden Lichtstrahlen liegend, einen Schatten auf die in der Richtung der Lichtstrahlen hinter ihnen befindlichen Retinaelemente werfen, den wir als solchen wahrnehmen. Die entoptischen Erscheinungen dieser Art treten daher am deutlichsten hervor bei Betrachtung gleichförmig heller Flächen, auf welchen wir sie dunkel gegen den lichten Grund abgesetzt wahrnehmen. Nur wenige der entoptischen Phänomene sind Lichtfiguren und haben daher wesentlich verschiedene Entstehungsursachen. Ausgeschlossen von unsrer Betrachtung bleiben begreiflicherweise die sogenannten subjektiven Gesichtserscheinungen, welchen gar kein auſserhalb des Sehnerven gelegenes Objekt zu Grunde liegt, also die Halluzinationen und Traumgesichte.

1. Die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefäſse, die Aderfigur.[1] Wir haben bereits oben p. 437 dieses Phänomen nach H. MUELLER als Beweis für die Bedeutung der Stäbchen und Zapfen als Perceptionselemente der Lichtwellen benutzt und dort schon die wichtigsten Eigentümlichkeiten der Erscheinung kurz angedeutet. Es gibt eine Anzahl verschiedener Methoden, nach welchen es jedem ziemlich leicht gelingt, im eignen Sehfeld die Schatten, welche die vom Opticuseintritt aus in die Retina ausstrahlenden Gefäſse auf die hintersten Schichten der Netzhaut werfen, deutlich als dunkle verästelte Figur, in welcher selbst die Kapillaren vollkommen repräsentiert sind, zur Wahrnehmung zu bringen. PURKINJE, welcher zuerst die Erscheinung genauer studierte,

[1] Vgl. PURKINJE, *Beiträge z. Physiol. des Sehens in subjectiver Hinsicht.* Prag 1819. p. 89, Berlin 1825. p. 117. — G. MEISSNER, *Beiträge z. Physiol. d. Sehens.* Leipzig. p. 78. — H. MUELLER. *Die entoptische Wahrnehmung d. Netzhautgefäſse.* Würzburg 1855, u. *Gesammelte u. hinterlassene Schriften*, herausgeg. von O. BECKER. Leipzig 1872. Bd. I. p. 27. — RUETE, *Physik. Unters. d. Auges.* Leipzig 1854. — HELMHOLTZ, *Physiol. Optik.* p. 156.

hat folgende Mittel sie hervorzurufen angegeben. Entweder bewegt man eine Kerzenflamme wenige Zoll vor dem Auge im Kreise herum; oder man führt eine feine Öffnung, welche man in ein Kartenblatt gestochen, vor der Pupille hin und her, während man den hellen Himmel betrachtet; oder drittens, man wirft mittels einer Lupe einen intensiven Lichtpunkt auf den äußeren Teil der Sclerotica, während man den Blick auf einen dunklen gleichfarbigen Hintergrund richtet oder auch die Pupille mit dem Augenlide ganz bedeckt. Auf die letztgenannte Weise ist das Phänomen am deutlichsten und schönsten zu erzeugen; es erscheint das ganze Sehfeld intensiv erleuchtet und in demselben dunkel und scharf abstechend die Gefäßfigur (Fig. 172) bis in die feinsten Verzweigungen. Auch bei den übrigen Methoden ist die Figur stets dunkel auf hellem Grunde, nicht, wie MEISSNER für die zweite Art der Hervorrufung behauptet, hell auf dunklem Grunde. Wohl aber zeigt sich die dunkle Figur zuweilen hell verbrämt, und dieser helle Saum kann so beträchtlich breit werden, daß ungeübte Beobachter den schwachen Schatten daneben übersehen, da die Aufmerksamkeit stets den intensiveren Eindruck zu bevorzugen geneigt ist. Nach H. MUELLER beruht dieser Saum vielleicht zum Teil auf seitlicher Ablenkung einer Anzahl von Lichtstrahlen durch die konvexen Gefäße, wird aber im wesentlichen jedenfalls durch die Bewegung des Schattens erzeugt, indem die eben vom Schatten verlassenen Retinaelemente intensiver auf den Lichtreiz reagieren als die vorher schon demselben ausgesetzt gewesenen und hierdurch in gewissem Grade ermüdeten.

Fig. 172.



Der Beweis, daß wirklich der Schatten der Gefäße, nicht etwa die Gefäße selbst, wie einige glaubten, durch die angeführten Versuchsmethoden sichtbar gemacht wird, ist von H. MUELLER in befriedigender Weise geliefert worden. Es spricht nach ihm für die erste Deutung der Erscheinung zunächst ganz entschieden der Umstand, daß die Gefäßfigur immer dunkel auf hellem Grunde erscheint; sie würde rot erscheinen, wenn hinreichende Mengen von Licht von den Gefäßen durchgelassen würden. Zweitens spricht dafür die Thatsache, daß die Dicke und Schärfe der dunklen

Streifen von der Gröfse der Lichtquelle abhängt, wie sich dies mit Hilfe der dritten Versuchsmethode erweisen läfst. Wirft man einen hellen Lichtpunkt auf die Sclerotica, so ist es der erleuchtete Fleck der Augenhäute, welcher, indem jeder Punkt im Innern des Auges nach allen Richtungen divergierende Strahlen aussendet, die schattenerzeugende Lichtquelle darstellt, nicht aber etwa die in ihrer ursprünglichen Richtung durch die Augenhäute durchtretenden Strahlen. Ist nun dieser Lichtfleck klein, so werden alle, auch die feinsten Gefäfse, scharf begrenzte Schatten werfen; ist der Lichtfleck breit, so werden zwar gröfsere Gefäfse einen breiten Schatten liefern, derselbe kann aber nur in der Mitte total, an den Seiten nur ein allmählich abnehmender Halbschatten sein; kleine Gefäfse werden überhaupt nur einen schwachen Halbschatten entwerfen, indem sie (bei der schon angegebenen Entfernung der den Schatten wahrnehmenden Retinaschicht von den Gefäfsen) von keinem Teil alles Licht abhalten können. Der Versuch bestätigt vollkommen die Richtigkeit dieser Voraussetzungen. Dafs die feinsten Gefäfse überhaupt nur in der Achsengegend der Retina deutlich, an der Peripherie selbst die gröfseren Äste nicht mehr wahrgenommen werden, erklärt sich leicht aus den früheren Erörterungen über die verschiedene Schärfe des Raumsinns an verschiedenen Retinapartien. In der Umgebung des gelben Flecks wird der Schatten eines Gefäfses von bestimmter Breite mehrere nebeneinander liegende Reihen sensibler Punkte treffen, am Rande der Retina dagegen wird derselbe nicht einmal eine einfache Reihe vollkommen decken, sondern dieselbe Reihe wird gleichzeitig neben dem Schatten auch vom Licht getroffen werden; sie wird daher notwendig letzteres, nicht den Schatten zur Wahrnehmung bringen, weil der Eindruck des ersteren den des letzteren bei weitem überwältigt. Am evidentesten beweisen die Schattennatur des Phänomens die scheinbaren Bewegungen der Gefäfsfigur bei Bewegung der Lichtquelle, deren Richtung, Gröfse und andre Eigentümlichkeiten sich nur nach jener Entstehungstheorie vollkommen erklären lassen, und zwar bei allen drei Methoden des Versuchs. Bewegt sich die auf der Sclerotica befindliche Lichtquelle, so macht die Figur stets die gleichsinnige scheinbare Bewegung wie diese, bewegt sich mit dieser in gleicher Richtung im Kreise, rückt nach rechts, wenn der Lichtfleck nach rechts verschoben wird, und umgekehrt. Es leuchtet ein, dafs der Schatten im Auge, da die Lichtstrahlen von jenem Fleck aus nicht durch die Linse gehen, mithin geradlinig vom Entstehungsort aus divergieren, die entgegengesetzte wirkliche Bewegung von der Lichtquelle machen mufs; die scheinbare in das objektive Sehfeld projizierte mufs daher gleichsinnig mit der Lichtquelle sein, da wir, wie oben erörtert, was auf der Retina rechts ist, bei der Projektion nach aufsen links im Raume suchen und umgekehrt. Ebenso ist die scheinbare Bewegung der Figur

bei der zweiten Versuchsmethode gleichsinnig mit der Bewegung der Löcher im Kartenblatt; es erklärt sich dies auf dieselbe Weise, wie im ersten Falle, da das Loch im Kartenblatt als eine Quelle divergenter Strahlen zu betrachten ist, welche bei der grofsen Nähe am Auge nur weniger divergent durch den dioptrischen Apparat gemacht werden, so dafs auch hier der Schatten die entgegengesetzte wirkliche Bewegung, wie die Lichtquelle, mithin die gleiche scheinbare ausführt. Gegen den Zerstreuungskreis der Lichtquelle mufs dagegen bei diesem Versuch die scheinbare Bewegung der Figur die entgegengesetzte sein, als die Bewegung der Lichtquelle, wie auch wirklich der Fall ist. MUELLER gibt an, dafs, wenn die feine Öffnung nach rechts geht, die Figur zwar mit derselben nach rechts wandert, aber in dem hellen Kreis auf die linke Seite weicht. Bei der oben zuerst genannten Versuchsmethode, der Bewegung einer Kerzenflamme vor dem Auge, verhält sich die scheinbare Bewegung der Figur anders, sie bewegt sich zwar mit der Kerze im Kreise, befindet sich aber stets auf der diametral gegenüberliegenden Seite des Kreises, rechts, wenn die Flamme links ist, oben, wenn jene unten ist, und umgekehrt. Hieraus haben MEISSNER und andre einen Beweis gegen die Richtigkeit der fraglichen Theorie des Phänomens ableiten zu müssen geglaubt, weil sie irrigerweise die Kerzenflamme selbst als die schattenwerfende Lichtquelle voraussetzten, wobei die Bewegung notwendig eine gleichsinnige mit der Flamme sein müfste. Alles erklärt sich aber auf das vollkommenste, wenn man mit H. MUELLER nicht die Flamme, sondern deren verkehrtes Netzhautbild für die Lichtquelle hält, welche das Innere des Auges, mit Ausnahme der Stellen, vor denen Gefäfse liegen, erleuchtet, wobei man freilich zugeben mufs, dafs im Auge auch eine unregelmäfsige nach allen Seiten zerstreute Spiegelung stattfindet, nicht alle Strahlen auf dem Wege, auf welchem sie gekommen, zurückgeworfen werden. Unter der gleichen Voraussetzung hat MUELLER ferner auch die von MEISSNER gemachte interessante Beobachtung erklärt, dafs bei plötzlichen Bewegungen der Kerzenflamme die Aderfigur oft ruckweise Verzerrungen erleidet, indem sich die relativen Lagen und Entfernungen der einzelnen Gefäfse ändern. Es läfst sich auf die einfachste Weise durch Konstruktion nachweisen, welche beträchtliche relative Lageveränderungen die Schatten zweier noch dazu in ungleicher Höhe über der Stäbchenschicht befindlichen Gefäfse auf letzterer erleiden müssen, je nachdem das schattenwerfende Flammenbild rechts oder links, nahe oder fern von ihnen auf der sphärisch gekrümmten Retina sich befindet. Bei allen andern Versuchsmethoden können keine so beträchtlichen Verschiebungen der schattenwerfenden Lichtquelle, daher auch keine so auffallenden Verzerrungen der Figur hervorgebracht werden. Durch alle diese Thatsachen ist demnach der oben gesuchte Beweis vollständig geführt, und jeder fernere Zweifel an der Deutung der

durch jene drei Methoden zur Erscheinung gebrachten dunklen Aderfigur als Schattenfigur unmöglich gemacht.

Es gibt aber noch eine zweite, in ihren Ursachen und in ihrer Deutung von der im vorigen erörterten wesentlich verschiedene Erscheinungsart der Aderfigur, welche im Gegensatz zur Gefäfsschattenfigur als Gefäfsdruckfigur bezeichnet werden kann. Wenn wir den Augapfel komprimieren, oder wenn durch irgend welche Ursachen eine Blutüberfüllung der Netzhautgefäfse herbeigeführt worden ist, so erblickt man bisweilen eine Figur, welche der Form nach mit jener Schattenfigur übereinstimmt, aber erstens nicht so vollständig und deutlich, zweitens, und dies ist der wesentliche Unterschied, nicht dunkel auf hellem Grunde, sondern umgekehrt leuchtend auf dunklerem Grunde erscheint. In den leuchtenden Streifen sieht man bisweilen glänzende Punkte sich bewegen, an welchen indessen eine Anzahl guter Beobachter (H. MUELLER, O. FUNKE) keine so bestimmte Form zu erkennen vermochte, wie sie z. B. PURKINJE[1] abbildet. VIERORDT[2] sah das Phänomen in der prachtvollsten Weise, wenn er mehrere Minuten lang auf das helle Milchglas einer Lampe starrte und die gespreizten Finger vor dem Auge schnell hin- und herbewegte: es kamen uferlose lichte Strömchen auf dunklem Grunde zum Vorschein, und in den Strömchen erschienen die einzelnen Blutkörperchen scharf als kleine schwachgelbliche Pünktchen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist die, dafs die durch Kongestion erweiterten Gefäfsstämme einen gesteigerten Druck auf ihre Umgebung ausüben und dieser Druck in gleicher Weise wie ein äufserlich auf den Augapfel angebrachter direkt zur Retina fortgepflanzter die getroffenen Nervenapparate erregt. Die Frage, welchen Elementen der Netzhaut die letzteren angehören, ist unschwer zu beantworten. Wir wissen zwar, dafs mechanischer Druck auch die Sehnervenfasern direkt erregt, während das Licht für dieselben nur unter Vermittelung der Stäbchen und Zapfen, also indirekt, einen Reiz bildet. Lichterscheinungen würden daher auch entstehen, wenn ein von den Gefäfsen geübter Druck zu der Schicht der Opticusfasern gelangte. Allein der Umstand, dafs die Formen der Gefäfse zur Wahrnehmung kommen, zwingt uns, wie FUNKE mit Recht hervorgehoben hat, dazu, auch hier eine Wirkung des Drucks auf diejenigen Elemente zu statuieren, welche die räumliche Wahrnehmung allein bedingen, da der Druck, welchen ein Gefäfs auf die in beliebiger Ordnung quer oder longitudinal unter ihm verlaufenden Nervenfasern ausübte, nicht die Form des Gefäfses sichtbar machen, sondern die den Endpunkten dieser Fasern zugehörigen Raumvorstellungen erwecken würde, ebenso wie Druck auf den Stamm der

[1] Vgl. PURKINJE, *Beiträge z. Kenntniss d. Sehens in subjectiver Hinsicht.* Prag 1819. 1. Heft. Fig. 25. u. 28.

[2] VIERORDT, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1856. p. 255 u. 567.

Ulnarnerven Schmerz in den Fingerspitzen erzeugt. Warum MUELLER den Ganglienzellen Empfindlichkeit zuspricht und meint, daſs die Erscheinungen von dem Druck der Gefäſse auf diese Elemente herrühre, ist nicht recht einleuchtend. Gewöhnlich betrachtet man das Flimmern vor den Augen, die wimmelnde Durcheinanderbewegung plötzlich auftauchender und wieder verschwindender Lichtpunkte, welche bei Betrachtung einer hellen Fläche, z. B. des hellen Himmels, für die meisten Augen wahrnehmbar ist, ebenfalls als sichtbare Blutbewegung, und zum Teil sicher auch mit Recht. Sehr scharfe Bilder erhält man namentlich dann, wenn man durch ein **dunkelblaues** Glas entweder nach der Sonne selbst oder nach einer von derselben hellbeschienenen Wolke blickt. Die glänzenden Lichtpunkte, welche dann sofort gewundenen Laufs im Gesichtsfelde auf- und niedertauchen, zeigen deutliche mit dem Herzschlage synchronische Beschleunigungen ihrer Bewegung, wenn man mit dem Finger sanft auf das Auge drückt, und stehen bei Verstärkung der Kompression gänzlich still, um nach Entfernung des drückenden Fingers ihr schwärmendes Spiel von neuem zu beginnen. Welchem Umstande gerade die blaue Farbe ihren günstigen Einfluſs auf die Verdeutlichung des beschriebenen Phänomens verdankt, ist unklar, sicher aber, daſs sie ihn besitzt.[1] Ungewiſs ist auch, ob das Sichtbarwerden der Blutkörperchen im vorliegenden Falle durch den mechanischen Druck bedingt sein kann, welchen dieselben möglicherweise durch die zarten Gefäſswandungen hindurch auf die sensibeln Retinaelemente ausüben.

2. **Die entoptische Wahrnehmung des gelben Flecks und der Eintrittsstelle des Sehnerven.**[2] Bereits PURKINJE beschreibt die entoptische Erscheinung des **gelben Flecks**, indem er angibt, daſs in der Mitte der Aderfigur, die er durch Bewegung der Kerzenflamme erzeugte, ein „kreisförmiger dunkler Fleck, der bei verschieden einfallendem Licht als eine Grube erscheint“, sich zeige; in der Abbildung der Aderfigur ist dieser Fleck nur roh durch einen Kreis angedeutet. Genauer beschrieb zuerst BUROW das fragliche Phänomen folgendermaſsen. Bewegt man vor einem Auge etwas unterhalb desselben die Kerzenflamme, so sieht man die zum Vorschein kommenden Gefäſsstämme nach der Mitte des Sehfeldes, also nach dem Achsenpunkt der Retina konvergieren und hier mit feinen anastomosierenden Ästchen einen Kranz bilden, in dessen Mitte sich ein scharf begrenztes mit seiner Längsachse horizontal gelagertes Oval zeigt, dessen oberer Teil hell, der untere sanft abschattiert erscheint, so daſs es einer von unten her erleuchteten Grube gleicht. Aus der Umkehrung der Netzhautbilder bei der Projektion nach

---

[1] Vgl. O. N. ROOD, *Americ. Journ. of science and arts.* Bd. XXX. p. 264 u. 385. — HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik.* Leipzig 1867. p. 837. — GRUENHAGEN, *Ber. d. Vers. deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Dresden.* 1868, u. *Arch. f. Ophthalm.* 1868. Bd. XIV. Abth. 3. p. 219.

[2] PURKINJE, *Beitr.* etc. Bd. I. p. 90 u. Fig. 23 u. 24. — A. BUROW, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 166. Taf. VIII. Fig. 1. — G. MEISSNER u. H. MUELLER, a. a. O. — CZERMAK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1861. 2. Abth. Bd. XLIII. p. 163. — NUEL, *Arch. de biologie.* 1883. T. IV. p. 641.

außen folgert aber BUROW, daſs auf der Netzhaut umgekehrt die obere Fläche die dunkle, die untere der Flamme zugekehrte die helle sei, mithin die Erscheinung bedingt sein müsse durch eine kegelförmige, in den Glaskörper vorspringende Hervorragung, welche er allerdings irrigerweise sogar anatomisch im Zentrum des gelben Flecks am Orte der *fovea centralis* nachweisen zu können glaubte. In ganz entsprechender Weise hat auch MEISSNER das Phänomen beschrieben als matt glänzende, an dem der Flamme zugekehrten Rande von einem halbmondförmigen Schatten umgebene Scheibe, und mutmaſst ganz richtig, daſs es eher durch eine Vertiefung als durch einen Hügel der Netzhaut im gelben Fleck erzeugt sei, die Art der Schattierung aber dadurch zustande käme, daſs nicht die Flamme, sondern das Retinabild derselben die reizende Lichtquelle abgäbe. Diese von MEISSNER nur angedeutete (und aus andern Gründen nicht für zureichend gehaltene) Annahme ist, wie wir oben sahen, durch MUELLER als richtiges Erklärungsprinzip erwiesen worden. Die Lichtquelle, welche den glänzenden schattierten Achsenfleck und die Gefäſsschatten erzeugt, ist nicht die Flamme, sondern ihr Netzhautbild; dieses erzeugt das Phänomen durch seitliche Beleuchtung der bekanntlich anatomisch nachgewiesenen grubenförmigen Vertiefung, welche im gelben Fleck vorhanden und durch die Verdünnung der Retina daselbst bedingt ist. Die glänzende Scheibe bewegt sich wie die Aderfigur mit der Bewegung der Kerzenflamme; auch diese Bewegung, welche MEISSNER unerklärlich findet, wird ohne Schwierigkeit nach MUELLERS Gedankengang begreiflich; es muſs bei Verschiebung des Flammenbildes die gröſste Helligkeit, wie auch der Randschatten, allmählich auf andre sensible Punkte fallen. Setzt man die Betrachtung des gelben Flecks im entoptischen Bilde längere Zeit hindurch fort, so überzieht sich schlieſslich der Bezirk des direkten Sehens mit einer regelmäſsigen Mosaikzeichnung aus runden Scheibchen, welche kaum etwas andres als das Querschnittsbild der musivisch geordneten Foveazapfen vorstellen können.[1] Da das Zustandekommen auch dieser entoptischen Erscheinung eine vor dem beobachtenden Auge hin und her bewegte Lichtquelle zur Voraussetzung hat, so kann es sich im vorliegenden Falle wiederum nur um die Wahrnehmung eines schattenwerfenden Objekts und zwar am Umfange der Zapfen handeln, und als solches bietet sich hier nur die Pigmentscheide dar, mit welcher die Retinaepithelien das Zapfenauſsenglied einhüllen. Auf die Bedeutung, welche die Wahrnehmbarkeit des einzelnen Zapfenquerschnitts im entoptischen Bilde für die Auffassung der Zapfen als Empfindungskreisen hat, ist schon früher (p. 545) aufmerksam gemacht worden. Entsprächen jene Retinaelemente wirklich diesen hypothetischen Empfindungseinheiten, so könnten sie niemals im entoptischen Bilde in

[1] CZERMAK, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1861. Bd. XLIII. p. 163. — NUEL, *Arch. de biologie.* 1883. T. IV. p. 641.

Form gesonderter Scheiben zur Wahrnehmung gelangen, sondern müfsten ein einheitlich zusammenhängendes Sehfeld liefern. Hier mag nur noch besonders hervorgehoben werden, dafs, wenn der Schatten des Pigmentmantels die entoptische Wahrnehmung der Zapfenumrisse bedingt, damit zugleich das Aufsenglied des Zapfens als lichtpercipierendes Organ nachgewiesen worden ist, und zwar deshalb, weil die epitheliale Pigmenthülle nur bis zur Grenze von Aufsen- und Innenglied in die Zapfenschicht hineinreicht, also nur das erstere äufserlich umschliefst.

Die Angaben über die entoptische Erscheinung der Eintrittsstelle des Sehnerven sind etwas unklar und lauten nicht völlig übereinstimmend. PURKINJE will an der Ursprungsstelle der Zweige der Aderfigur einen dunklen senkrecht stehenden länglichen Fleck, mit einem lichten Scheine umgeben, wahrgenommen haben, und bildet die Aderfigur so ab, dafs von jedem Gefäfs das Ursprungsstück, welches innerhalb der blinden Stelle verläuft, fehlt. MEISSNER gibt an, dafs er die Eintrittsstelle bei dem Versuch mit der Kerzenflamme nicht schwarz, sondern durch einen hellen, gelbrötlichen Glanz in der Nähe des Ursprungs der grofsen Gefäfsstämme, der nur einen kleinen Teil des MARIOTTEschen Flecks decke, angedeutet sehe, dafs dagegen dieselbe als schwarzer Fleck erscheine, wenn man eine enge Öffnung vor der Pupille hin und her bewege. Ebenso beschreibt MUELLER, welchem sich O. FUNKE[1] im wesentlichen anschliefst, die fragliche Stelle als hellen Fleck oder Saum, welcher sich am zentralen Schnittpunkte der irgendwie sichtbar gewordenen Gefäfsramifikationen zeige. Es erscheint dieser Fleck nach ihm ganz unbestimmt, ohne jedes positive Merkmal, bei keiner Versuchsmethode aber jemals schwarz. Was die Erklärung der geschilderten Verhältnisse angeht, so wird eine solche zunächst wohl an die Vermutung MUELLERS, dafs durch Reflexion aus der Tiefe der *papilla n. optici* oder von den schräg abfallenden Flächen des von derselben gebildeten Colliculus her eine intensivere Beleuchtung und Erregung der dem blinden Fleck angrenzenden als der entfernter gelegenen Retinaelemente hervorgebracht werde, anzuknüpfen haben. Unter dieser Voraussetzung, und weil wir an der Stelle des blinden Flecks eben **nichts** empfinden, werden aber die Lichtempfindungen, welche von den die Sehnervenpapille einrahmenden Retinaelementen vermittelt werden, in unsrer Vorstellung räumlich zusammenfliefsen, die Wurzeln des Gefäfsbaums uns aber unter allen Umständen als heller Fleck erscheinen müssen.

3. **Entoptische Erscheinungen durch Formelemente in den brechenden Medien des Auges bedingt.**[2] Es gehören

[1] O. FUNKE, dieses Lehrbuch. 4. Aufl. Bd. II. p. 496.

[2] LISTING, *Beitrag z. physiol. Optik.* Göttingen 1845. — DONDERS, *Nederl. Lancet.* 1846—47. 2. Ser. D. II p. 345, 432 u. 537, Deutsch im *Arch. f. physiol. Heilk.* 1849. Bd. VIII. p. 30. — BREWSTER, *Transactions of the royal Society of Edinburgh.* 1844. Vol. XV. p. 377. — DONCAN, *Onderzoek. ged. in het phys. Labor. der Utrecht. hoogesch.* Jaar VI. 1853—1854. p. 171. — HELMHOLTZ, a. a. O.

hierher mehrere zum Teil sehr bekannte, in den meisten Augen vorhandene entoptische Wahrnehmungen. Eine der bekanntesten und allgemeinsten ist die der sogenannten *mouches volantes*, fliegenden Mücken, d. i. beweglicher Gebilde von höchst schwankender Gestalt. DONDERS und DONCAN unterscheiden folgende fünf Formen: 1. Eigentümliche Ringe, einige mit dunkleren, andre mit blasseren Umrissen und hellem Zentrum; 2. Perlschnuren von verschiedener Breite, welche fast jedes Auge, wenn es z. B. gegen den Himmel blickt, in dem Sehfeld schweben sieht; 3. Gruppen von Ringen, nicht selten in Verbindung mit einer kurzen Perlschnur; 4. Gruppen sehr feiner Kügelchen, worunter einzelne isoliert erscheinen; 5. breite Fasern, durch zwei dunkle Linien begrenzt. DONCAN wies durch genaue mikroskopische Untersuchungen die Beschaffenheit aller der im Glaskörper befindlichen Formelemente nach, deren auf die Netzhaut geworfene Schatten diese einzelnen Arten der *mouches volantes* bilden. Als Ursache für die erste Form fand er Zellen, die in der „Schleimmetamorphose" begriffen sind, für die Perlschnuren mit Körnchen besetzte Fasern, für die dritte und vierte Form Körnchengruppen, und für die letzte Form gefaltete Häutchen in der Glasfeuchtigkeit. Es gibt mehrere zwar schon längst geübte, durch LISTING und DONDERS aber vervollkommnete, theoretisch entwickelte und zu Bestimmungen der Lage der entoptisch gesehenen Körper benutzte Methoden, die *mouches volantes* deutlich zur Wahrnehmung zu bringen. Alle beruhen darauf, einen Büschel paralleler Lichtstrahlen durch den Glaskörper zu schicken, und durch diese von den suspendierten trüben Formelementen der durchsichtigen Augenmedien Schatten auf der Netzhaut entwerfen zu lassen. Und zwar bringt man entweder in den vorderen Brennpunkt des Auges einen undurchsichtigen Schirm mit feiner Öffnung, durch welche man nach dem Himmel blickt; es stellt diese Öffnung eine Quelle homozentrischer Strahlen dar, welche als vom vorderen Brennpunkt ausgegangene im Glaskörper parallel verlaufen müssen. Oder man blickt durch eine bikonvexe Linse nach einem in bestimmtem Abstand befindlichen Lichte; oder drittens, man benutzt das von einer sphärischen Spiegelfläche entworfene Spiegelbild einer Kerzenflamme.[2] Die Lage eines entoptisch gesehenen Körperchens im Glaskörper, seinen Abstand von der den Schatten auffangenden Retinafläche kann man auf doppelte Weise ermitteln. LISTING benutzte zu diesen Bestimmungen die Parallaxe der Schatten bei veränderter Richtung der Gesichtsachse, während er jene feine Öffnung unverrückt im vorderen Brennpunkt des Auges hielt. Entoptische Körperchen, welche in der Ebene der Pupille liegen, zeigen keine Parallaxe, d. h. ihre Schatten behalten denselben Platz in dem wahrgenommenen Zerstreuungskreis der Lichtquelle, mögen wir die Gesichtsachse nach der Mitte dieses Kreises, nach abwärts oder

[1] Vgl. MAUTHNER, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1863. Bd. XLVII. p 106.

nach aufwärts richten; dagegen erleiden vor der Pupillarebene gelegene entoptische Körperchen eine negative Parallaxe, sie bewegen sich in dem Zerstreuungskreis nach der entgegengesetzten Seite von derjenigen, nach welcher wir die Sehachse wenden; hinter der Pupillarebene gelegene Körperchen zeigen eine positive Parallaxe ihrer Schatten, dieselben verändern ihren Platz gleichsinnig mit der Sehachse. Eine zweite Methode, die Lage der entoptischen Objekte zu bestimmen, ist die von Brewster angegebene, von Donders vervollkommnete. Statt einer Öffnung bringt man zwei in geringem Abstand voneinander (1,5 mm) in einer Metallplatte vor das Auge, so daſs zwei divergierende Büschel paralleler Strahlen durch den Glaskörper gehen und zwei Zerstreuungskreise auf der Netzhaut bilden, mithin auch von jedem entoptischen Objekt ein Doppelbild entsteht. Die Doppelbilder müssen um so weiter voneinander abstehen, je entfernter die Objekte, denen sie angehören, von der Netzhaut liegen. Bei Objekten, welche sich in der Pupillarebene befinden, werden die ihnen entsprechenden Doppelbilder eben so weit voneinander entfernt sein, wie die Mittelpunkte der beiden Zerstreuungskreise; Objekte, welche vor dieser Ebene liegen, bilden Doppelbilder von gröſserem, solche, welche hinter der Ebene liegen, Doppelbilder von geringerem Abstand, als der der Mittelpunkte ist. Die Abstände miſst man, indem man die Doppelbilder auf eine weiſse Fläche projiziert.

Die *mouches volantes* zeigen Bewegungen, und zwar muſs man zwischen wahren und scheinbaren Bewegungen derselben unterscheiden. Die scheinbaren sind von den Bewegungen der Sehachse abhängig. Zeigt sich ein solches Gebilde in seitlichen Teilen des Sehfeldes, so bemühen wir uns unwillkürlich, um es deutlich zu sehen, die Sehachse darauf zu richten; da nun der Schatten in entsprechendem Grade, wie wir diese bewegen, ausweicht, so kommt es uns vor, als ob ein objektiver Körper im äuſseren Sehfeld hinwegschwebte (daher der Name: fliegende Mücken), indem wir uns meist der ausgeführten Drehungen des Auges nicht klar bewuſst werden. Allein es gibt auch wahre Bewegungen dieser Gebilde. Wenn man das Auge von unten nach oben bewegt hat und plötzlich die Gesichtsachse in unveränderter Richtung festhält, so bemerkt man, daſs ein Teil der Ringe und Kügelchen nach oben schwebt, um bald darauf wieder allmählich nach unten zu sinken. Doncan hat diese Bewegungen und ihre Ursachen in Verbindung mit den übrigen Eigenschaften der einzelnen Formen der *mouches volantes* einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen, deren Resultate wir kurz wiedergeben. Alle entoptisch wahrgenommenen Schattenbilder sind gröſser als die sie werfenden Körperelemente; je näher die letzteren der Netzhaut liegen, desto kleiner sind im allgemeinen die Schatten. Wenige der Körperchen befinden sich bei ruhendem Auge in der Nähe der Sehachse, obwohl sie auch hier nicht ganz fehlen; die drei ersten der oben genannten Formen sind reichlicher oberhalb

als unterhalb der Sehachse im Glaskörper vertreten und kehren zu dem bevorzugten Aufenthalte stets zurück, wenn sie durch Augenbewegungen aus demselben herausgebracht worden sind; ihr Abstand von der Retina ist auf höchstens 4 mm berechnet worden, was auch die anatomische Untersuchung bestätigt. Dagegen liegen die oben zuletzt beschriebenen Häutchen zum gröfsten Teil dicht hinter der Linse und strecken sich hauptsächlich von oben nach unten aus; ein kleiner Teil solcher Häutchen, und zwar der dünneren, liegt aber auch näher an der Netzhaut, und zwar besonders unterhalb der Gesichtsachse, nur einzelne oberhalb. Einige dieser Häutchen scheinen mit der *membrana hyaloidea* zusammenzuhängen, andre frei in dem Glaskörper zu schweben. Die Bewegungen der Mücken zwingen uns zu der Annahme, dafs die schattenwerfenden Gebilde in einer Flüssigkeit beweglich suspendiert sind. Die Eigenbewegungen, welche beim plötzlichen Stillhalten des Auges hervortreten, leitet DONCAN aus dem Verharren der schwebenden Körperchen in der ihnen mitgeteilten Bewegung ab und erläutert diese Erklärung durch Versuche mit in Flaschen eingeschlossenen Flüssigkeiten, in welchen kleine Teilchen suspendiert waren. Die fraglichen Körperchen liegen gröfstenteils oberhalb der Sehachse. Wird nun das Vorderende der letzteren schnell nach oben bewegt und in horizontaler Lage stillgehalten, so hat sich das hintere Gegenende natürlich eben so schnell nach unten bewegt; die in der Nähe dieses Endes schwebenden Gebilde setzen nach dem Stillstand die empfangene Abwärtsbewegung fort, so dafs sie unter die Achse sinken, ihre Schatten also scheinbar nach oben steigen. Darauf kommen sie zur Ruhe und steigen später wieder in die Höhe, teils infolge ihres geringen spezifischen Gewichts, teils infolge der durch die Abwärtsbewegung erzeugten Torsion von Fasern und Häutchen, mit denen sie verbunden sind; dieses Aufsteigen zeigt sich als scheinbares Sinken der nach aufsen projizierten Schatten. Soviel von den *mouches volantes*. Schliefslich bemerken wir noch, dafs manche mit diesem Namen nicht die eben beschriebenen Schatten, sondern die im Sehfeld durcheinanderflimmernden Lichtpunkte, also das durch die Blutströmung bedingte Druckphänomen bezeichnen.

Aufser den im vorigen erörterten entoptischen Erscheinungen gibt es noch eine Anzahl andrer, welche jedoch zum teil weniger genau untersucht, zum teil nur individuelle Wahrnehmungen sind. Wer mit solcher Sorgfalt und Ausdauer sein Sehfeld unter den verschiedensten Verhältnissen studiert, wie PURKINJE, wird sicher allmählich zur Wahrnehmung einer grofsen Menge der von diesem Forscher beschriebenen und abgebildeten wunderbaren Phänomene gelangen. Die Ursachen dieser zweiten Art entoptischer Phänomene, welche in Form unbeweglicher lichter oder dunkler Figuren im Sehfelde sich zeigen, sind teils vorübergehende, teils beständige, teils von der Aufsenfläche der Hornhaut, teils von der Kristalllinse, teils

vom Glaskörper herrührende. Was die Hornhaut betrifft, so entstehen (abgesehen von den Erscheinungen, welche von pathologischen Verdunkelungen herrühren) durch unregelmäſsige Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Konjunktivalsekret die verschiedenartigsten streifigen, sternförmigen, tropfenförmigen lichten Flecke im Sehfeld, welche durch Blinzeln mit den Augenlidern entweder ganz zum Verschwinden gebracht werden oder wenigstens Formveränderungen erleiden. Hat man die Augen stark gerieben, so erzeugt die gerunzelte Oberfläche der Hornhaut (Conjunctiva) eigentümliche wellenförmige, zum teil netzartig sich kreuzende Linien. Als von der Linse herrührend beschreibt LISTING vier fernere entoptische Erscheinungen, welche nachstehende Figuren darstellen: Fig. I glänzendhelle Scheibchen mit dunklem Rand (wie Luftbläschen unter dem Mikroskop), Fig. II unregelmäſsige dunkle Flecken (partielle Verdunkelungen der Linse oder ihrer Kapsel), Fig. III ein Stern aus lichten Streifen (nach LISTING der Nabel, welcher im embryonalen Auge bei der Trennung der Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut entstanden ist), Fig. IV dunkle radiale durch den strahligen Bau der Linse bedingte Linien.

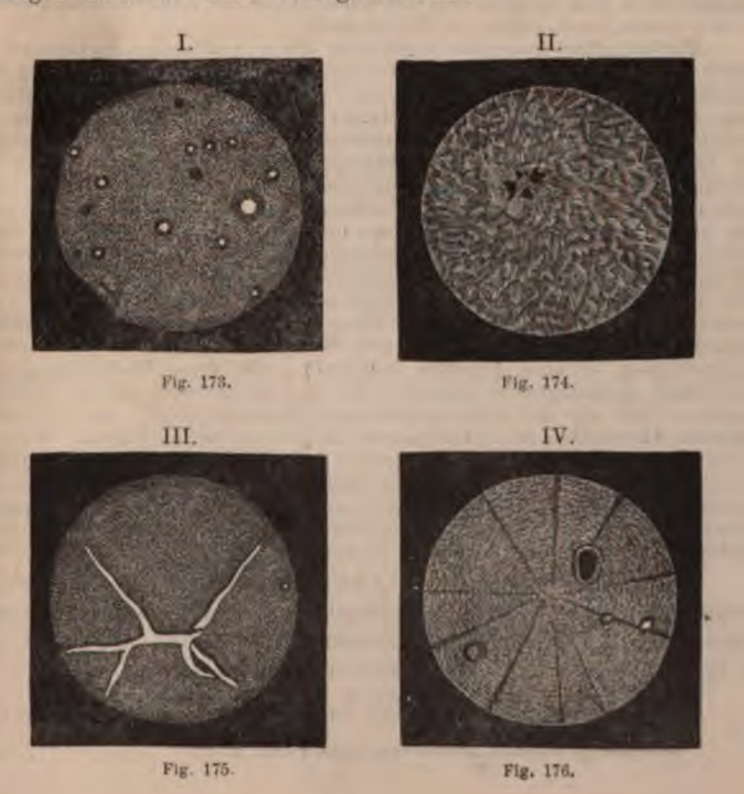


Fig. 173. Fig. 174.

Fig. 175. Fig. 176.

Unter den von PURKINJE beschriebenen entoptischen Phänomenen heben wir noch zwei hervor, welche CZERMAK[1] einer sorgfältigen Prüfung unterworfen und aus gewissen Form- und Strukturverhältnissen der Netzhaut zu erklären versucht hat. Die erste dieser Erscheinungen ist die von PURKINJE unter dem Namen der „elliptischen Lichtstreifen" beschriebene. Bringt man in einem finsteren Raum das Bild eines kleinen leuchtenden Gegenstandes (glimmenden Schwammes) etwas nach aufsen vom Pol auf die Netzhaut, so sieht man „vom oberen und unteren Umfang des leuchtenden Bildes zwei elliptische Streifen, erst breiter dann dünner werdend, auf- und abwärts und quer nach aufsen, gleich einem liegenden Hörnerpaar gebogen, und mit den äufsersten Spitzen nahe an der Eintrittsstelle des Sehnerven sich beinahe berührend." CZERMAK erklärt diese Erscheinung aus einer Dispersion des Lichts an den bogenförmig den gelben Fleck umrahmenden Fasern des Opticus. Die zweite Erscheinung ist die von PURKINJE sogenannte „Lichtschattenfigur." Dieselbe besteht in einer das Sehfeld überziehenden zierlichen schachbrettartigen Zeichnung von lichten und schattigen viereckigen Felderchen, welche von der Peripherie gegen das Zentrum an Gröfse ab-, an Schärfe zunehmen. Die Zeichnung kommt zum Vorschein, wenn man das Auge in raschem Wechsel erhellt und verdunkelt, z. B. durch eine am Rand einer rotierenden Scheibe in regelmäfsigen Abständen angebrachte Reihe von Löchern gegen den hellen Himmel blickt. Auf der primären Zeichnung sah PURKINJE in wechselnder Folge andre sekundäre Zeichnungen auftreten; der bei längerer Fortsetzung des Versuchs im Bereiche des direkten Sehens auftretenden Tüpfelung des Sehfeldes, welche wahrscheinlich dem entoptischen Querschnittsbilde der Zapfenaufsenglieder entspricht, wurde schon früher (p. 656) gedacht.

Hierher gehört ferner das sogenannte HAIDINGERsche Polarisationsbüschel[2], eine Erscheinung, welche einige Beobachter dann regelmäfsig wahrnehmen, wenn sie durch ein NICOLsches Prisma den blauen Himmel anblicken. Nach HELMHOLTZ[3] beruht dieselbe darauf, dafs die radienartig von der *fovea centralis retinae* ausstrahlenden Zapfenfasern schwach doppeltbrechend sind und den blauen aufserordentlichen Lichtstrahl stärker absorbieren, wenn seine Schwingungsrichtung der Faserrichtung parallel verläuft, als wenn sie die letztere senkrecht schneidet. Je nach der Stellung des Nicols zur Augenachse werden aber abwechselnd bald die nach oben und unten, bald die senkrecht dazu in seitlichem Zuge abbiegenden Zapfenfasern diese Bedingung erfüllen müssen, und demgemäfs bei Drehung des polarisierenden Kristalls bald über und unter, bald rechts und links von der Netzhautgrube dunklere Schatten werfen, deren Gesamtbild etwa einem in der Mitte zusammengeschnürten Garbenbüschel verglichen werden könnte und der von HAIDINGER beschriebenen entoptischen Wahrnehmung in allen Punkten entspricht. Alle diese Beobachtungen sind von hohem physiologischen Interesse, da sie schärfer noch als die Gefäfsfigur beweisen, dafs wir die lichtpercipierenden Elemente einzig und allein in bestimmten Abschnitten der Stäbchen und Zapfen zu suchen haben. Wäre z. B. absolut sicher gestellt, dafs wir einerseits die Schatten der Zapfenfasern (HELMHOLTZ), anderseits vielleicht auch die Stäbchen- und Zapfenaufsenglieder sehen könnten, so würde mit apodiktischer Gewifsheit folgen, dafs das percipierende Retinaelement zwischen diesen beiden Sehdingen gelegen sein mufs, also nur im Zapfen- oder Stäbcheninnenglied zu suchen wäre.

Von dem sogenannten Akkommodationsphosphen, der Lichterscheinung, welche beim plötzlichen Nachlassen der Akkommodation eintritt und von einer Zerrung der Retina abgeleitet wird, ist bereits oben p. 398 ausführlich die Rede gewesen.

[1] CZERMAK, *Wiener Stzber*. Math.-natw. Cl. 1861. Bd. XLIII. p. 163.

[2] HAIDINGER, POGGENDORFFs *Annalen*. 1844. Bd. LXIII. p. 29; ebenda. 1846. Bd. LXVIII. p. 73.

[3] HELMHOLTZ, *Handb. d. physiol. Optik*. Leipzig 1867. p. 422.



